Pr 260 (1-183 2000 (Fascicules)

La faune miocène de Sansan et son environnement

coordonné par
Léonard Ginsburg

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM

COM

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Rédacteurs en chef *(Editors-in-Chief)* : Philippe GRANDCOLAS & Christian ÉRARD
Rédacteurs *(Editors)* : Jean-Marie BETSCH, Philippe BOUCHET & Jean-Lou JUSTINE
Assistante de rédaction *(Copy editor)* : Bernadette GOTTINI-CHARLES
Adresse *(Address)* :
Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle
57, rue Cuvier
F-75005 Paris
Tél. : [33] 01 40 79 34 37
Fax. : [33] 01 40 79 38 08
e-mail : memoires@mnhn.fr

Les *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* publient des travaux originaux majeurs, tels que des monographies ou des volumes à auteurs multiples. Les auteurs sont invités, pour toutes les questions éditoriales, à prendre contact avec le directeur de la publication. Les manuscrits peuvent être en français ou en anglais.

The Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle *publishes major original contributions, such as monographs or multi-authored volumes. Prospective authors should contact the Editor-in-Chief. Manuscripts in French or English will be considered.*

Vente en France :

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
SERVICE DES PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES
Diffusion : Delphine HENRY
57, rue Cuvier
F-75005 Paris
Tél. : [33] 01 40 79 37 00
Fax : [33] 01 40 79 38 40
e-mail : dhenry@mnhn.fr

Sales Office:

UNIVERSAL BOOK SERVICES
Dr W. BACKHUYS
P.O. Box 321
NL-2300 AH Leiden
The Netherlands
Tel. : [31] (71) 517 02 08
Fax : [31] (71) 517 18 56
e-mail: backhuys@backhuys.com

Parution et prix irréguliers. Les ordres permanents d'achat et les commandes de volumes séparés sont reçus par le **Service des Publications Scientifiques, Diffusion** (pour la France et les DOM-TOM uniquement), ou par **Backhuys Publishers**. Catalogue sur demande. Une liste des derniers titres parus figure en page 3 de couverture.

Volumes are published at irregular intervals, and at irregular prices. Standing orders and orders for single volumes should be directed to the ***Service des Publications Scientifiques du Muséum****, (France and DOM-TOM only) or* ***Backhuys Publishers****. Price list and catalogues are available on request. Recently published memoirs are listed on page 3 of the cover.*

Printed on acid-free paper
Imprimé sur papier non acide

Source : MNHN, Paris

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00111916 2

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Photographie de couverture / *Cover photograph:*

Le gisement de Sansan, Gers, lieu-dit Le Campané, en 1971. Cliché F. CROUZEL, Institut Catholique de Toulouse.
Fossile *Miocorvus larteti* (Milne-Edwards, 1869-71). Fonds de la bibliothèque du Laboratoire de Zoologie, Mammifères et Oiseaux ; cliché B. FAYE, Service Audiovisuel, Muséum national d'Histoire naturelle.
Conception graphique : Catherine LASNIER.

The paleontological site of Sansan, Gers, locality Le Campané, in 1971. Photograph by F. CROUZEL, Institut Catholique de Toulouse.
Fossil Miocorvus larteti *(Milne-Edwards, 1869-71). Library of Laboratoire de Zoologie, Mammifères et Oiseaux; photograph by B. FAYE, Service Audiovisuel, Muséum national d'Histoire naturelle.*
Design: Catherine LASNIER.

Photographie page 3 / *Photograph page 3:*

Médaille commémorative exécutée pour le centenaire de la mort du découvreur du site paléontologique de Sansan. Cliché D. SERRETTE, Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle.

Medal commemorating the centenary of the death of the discoverer of the paleontological site of Sansan. Photograph by D. SERRETTE, Laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle.

Source : MNHN, Paris

La faune miocène de Sansan et son environnement

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

ISBN : 2-85653-522-4
ISSN : 1243-4442
© Publications Scientifiques du Muséum, Paris, 2000

PHOTOCOPIES :

Les *Publications Scientifiques du Muséum* adhèrent au Centre Français d'Exploitation du Droit de Copie (CFC), 20, rue des Grands Augustins, 75006 Paris. Le CFC est membre de l'International Federation of Reproduction Rights Organisations (IFRRO). Aux États-Unis d'Amérique, contacter le Copyright Clearance Center, 27, Congress Street, Salem, Massachusetts 01970.

PHOTOCOPIES:

The Scientific Publications of the Muséum *adhere to the Centre Français d'Exploitation du Droit de Copie (CFC), 20, rue des Grands Augustins, 75006 Paris. The CFC is a member of International Federation of Reproduction Rights Organisations (IFRRO). In USA, contact the Copyright Clearance Center, 27, Congress Street, Salem, Massachusetts 01970.*

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

TOME 183
PALÉONTOLOGIE

La faune miocène de Sansan et son environnement

coordonné par

Léonard GINSBURG

Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de Paléontologie
8, rue Buffon
F-75005 Paris

Avec le concours éditorial de Jean-Marie BETSCH

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES
DU MUSÉUM
PARIS

2000

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

		Pages
	Avant-propos ..... Léonard GINSBURG	9
1.	**Historique du gisement. Les fouilles et les hommes** ..... Fernand CROUZEL	11
2.	**Édouard Lartet et les affaires de Sansan** ..... Norman CLERMONT	29
3.	**Le cadre stratigraphique du site de Sansan** ..... Léonard GINSBURG & Christian BULOT	39
4.	**La magnétostratigraphie du site de Sansan** ..... Sevket SEN & Léonard GINSBURG	69
5.	**Rôles respectifs de la sédimentation et de la diagenèse dans la constitution du gisement de vertébrés de Sansan** ..... Jean-Claude PLAZIAT & Frédéric BALTZER	83
6.	**La macroflore de Sansan** ..... Christiane BLANC-LOUVEL	109
7.	**Palynologie et environnement du site de Sansan** ..... Marguerite SALARD-CHEBOLDAEFF & Marie-Françoise OLLIVIER-PIERRE	117
8.	**La malacofaune de Sansan** ..... Jean-Claude FISCHER	129
9.	**L'ichthyofaune de Sansan : signification paléoécologique et paléobiogéographique** ..... Jean GAUDANT	155
10.	**Les Amphibiens du Miocène moyen de Sansan** ..... Jean-Claude RAGE & Saïda HOSSINI	177
11.	**Les Chéloniens de Sansan** ..... France DE LAPPARENT DE BROIN	219
12.	**Les Squamates (Reptilia) du Miocène moyen de Sansan** ..... Marc AUGÉ & Jean-Claude RAGE	263
13.	**Les Crocodiliens de Sansan** ..... Miguel Telles ANTUNES	315
14.	**L'avifaune de Sansan** ..... Jacques CHENEVAL	321
INDEX		389

Source : MNHN, Paris

CONTENTS

		Pages
	Foreword ..... Léonard GINSBURG	9
1.	**Historical record of the locality of Sansan** ..... Fernand CROUZEL	11
2.	**Édouard Lartet and Sansan affairs** ..... Norman CLERMONT	29
3.	**The stratigraphic context in Sansan** ..... Léonard GINSBURG & Christian BULOT	39
4.	**The Magnetostratigraphy in Sansan** ..... Sevket SEN & Léonard GINSBURG	69
5.	**Respective roles of sedimentation and diagenesis in the history of the molassic vertebrate site of Sansan** ..... Jean-Claude PLAZIAT & Frédéric BALTZER	83
6.	**The Macroflora of Sansan** ..... Christiane BLANC-LOUVEL	109
7.	**Palynology and environment of Sansan** ..... Marguerite SALARD-CHEBOLDAEFF & Marie-Françoise OLLIVIER-PIERRE	117
8.	**The Malacofauna of Sansan** ..... Jean-Claude FISCHER	129
9.	**The Fish-fauna of Sansan : paleoecological and paleobiogeographical significance** ..... Jean GAUDANT	155
10.	**The Amphibians from the middle Miocene of Sansan** ..... Jean-Claude RAGE & Saïda HOSSINI	177
11.	**The Chelonians of Sansan** ..... France DE LAPPARENT DE BROIN	219
12.	**The Squamates (Reptilia) from the middle Miocene of Sansan** ..... Marc AUGÉ & Jean-Claude RAGE	263
13.	**The Crocodilians of Sansan** ..... Miguel Telles ANTUNES	315
14.	**The Avifauna of Sansan** ..... Jacques CHENEVAL	321
INDEX		389

Source : MNHN, Paris

Avant-propos

La faune de Vertébrés du Miocène de Sansan est une des plus belles et des plus intéressantes de France. Le gisement a été découvert par Édouard LARTET en 1834, voire en décembre 1833, et lui révéla immédiatement une faune très riche, entièrement inédite à l'époque. En 1836, il y découvre la mâchoire inférieure complète d'un singe supérieur alors que CUVIER, mort à peine quatre ans auparavant, avait affirmé que l'homme et les singes appartenaient à la dernière création et qu'on ne pouvait donc en trouver dans les terrains fossiles. La trouvaille de LARTET eut de ce fait un énorme retentissement. Étienne GEOFFROY SAINT-HILAIRE que George SAND, son admiratrice, appelait « le chantre inspiré de la Science » et « le Grand Prêtre de la Science », comprit immédiatement l'immense intérêt d'une telle découverte « appelée, dit-il, à commencer une ère nouvelle pour le savoir humanitaire ». Et c'était vrai. Une nouvelle vision du monde se faisait jour. LAMARCK s'était déjà prononcé, en des termes fort nets, sur l'ascendance simiesque de l'homme, mais à partir de considérations apparemment trop théoriques. Avec LARTET, la preuve matérielle de l'ancienneté des primates était là. Et si l'esprit français, avide de raisonnements et de théories, avait dans les écrits théoriques de LAMARCK trouvé assez de substance pour admettre l'ascendance simiesque de l'homme, il n'en était pas de même pour d'autres peuples, dont les anglais, plus pragmatiques et pour qui un fait doit toujours venir appuyer un raisonnement, ainsi que pour certains esprits sceptiques, bien français, plus voltairiens que cartésiens. Aussi la découverte de LARTET eut un retentissement plus important que les écrits de LAMARCK, malgré la pertinence de ceux-ci. Et depuis 150 ans, Sansan est avant tout resté, dans l'imaginaire collectif, le gisement d'où est sorti le premier singe fossile connu. LARTET, son inventeur, découvrit vingt ans plus tard le Dryopithèque, singe aujourd'hui considéré comme appartenant au groupe souche de la lignée humaine. Quelques années plus tard encore, LARTET découvrait des preuves flagrantes de la présence de l'homme à une époque ancienne, avec les silex taillés de la Madeleine et la représentation gravée d'une silhouette de Mammouth sur un fragment de défense de mammouth. Malgré ces découvertes étonnantes, dont chacune d'elle fit faire à la science, et « au savoir humanitaire » un bond en avant, LARTET resta, et reste encore, avant tout l'homme de Sansan.

Mais Sansan n'est pas uniquement le site éponyme du premier singe fossile connu. Sansan a livré, dès le temps de LARTET, une faune extrêmement variée avec, à côté des mastodontes et des rhinocéros, des animaux de taille moyenne (Cervidae à bois primitifs du genre *Dicrocerus*, carnivores divers) et de la microfaune (dents de rongeurs, d'insectivores, de chauves-souris) et des vertèbres de lézards, de couleuvres, des os des membres de grenouilles et de salamandres.

Après les fouilles de LARTET, le Muséum de Paris prit la relève par LAURILLARD en 1851-52, puis FILHOL en 1889 et 1890. Vint ensuite un long sommeil jusqu'à ce qu'HÜRZELER y fouille en 1938, puis BERGOUNIOUX et CROUZEL après la guerre.

Plus de 150 ans nous séparent maintenant des premières récoltes de LARTET. Au cours de ces 150 années, de nombreux gisements d'un intérêt considérable furent mis au jour en Europe, Steinheim-am-Albuch dans le Wurtemberg, La Grive-Saint-Alban au pied des Alpes dauphinoises, La Romieu dans le bassin d'Aquitaine, Wintershof-West et Sandelzhausen en Bavière, Can Llobateres en Espagne du nord pour ne citer que les plus célèbres et d'une époque proche de celle de Sansan. Mais Sansan reste un gisement privilégié car il se trouve pris dans une série stratigraphique continue, riche en gisements de mammifères et sa seule position stratigraphique en donne déjà l'âge relatif. C'est une série fluvio-lacustre calme, faite d'alternance de molasses et de calcaires régulièrement empilés les uns sur les autres de la base

Source : MNHN, Paris

de l'Aquitanien (et même de l'Oligocène) jusqu'au début du Miocène supérieur (ou Pontien des anciens auteurs). L'ensemble de ces dépôts constitue une série type idéale. Pour ne retenir que les gisements d'âge miocène, ceux de Paulhiac, Laugnac, Estrepouy, La Romieu, Castelnau-d'Arbieu, Sansan, Simorre, Villefranche-d'Astarac sont autant de sites déjà datés par leur seule position stratigraphique. Les molasses de l'Armagnac doivent leur existence à leur position géographique de fosse d'accumulation de sédiments détritiques au pied d'une chaîne de montagne jeune, soumise à une érosion active. Les molasses de l'Armagnac occupent au pied des Pyrénées la même position que les collines des Siwaliks au pied de l'Himalaya.

Depuis une trentaine d'années, les paléomammalogistes européens ont senti le besoin de préciser le cadre temporel de leurs études. GAUDRY avait déjà établi, dès 1873, une échelle chronologique des gisements de mammifères d'Europe. DEPÉRET et STEHLIN ont précisé toute leur vie cette échelle. Mais les périodes de temps considérées étaient toujours exprimées en étages de la chronologie géologique marine et les équivalences entre terrains marins et terrains continentaux étaient, principalement aux périodes proches des limites d'étages, sujettes à bien des incertitudes. Des repères nouveaux, un langage nouveau s'imposaient. En 1975, P. MEIN a présenté une échelle biochronologique complète du Néogène européen, basée sur la seule évolution des Mammifères, et donc totalement indépendante des phénomènes et divisions du domaine marin. Sa biozonation a suscité immédiatement un immense intérêt et V. FAHLBUSCH a organisé autour de cette proposition une table ronde internationale au cours de laquelle les zones de MEIN ont été prises pour modèles, discutées et finalement regroupées en des ensembles plus larges, véritables « étages continentaux ». L'Astaracien a été choisi pour regrouper les zones 6, 7 et 8, ou MN 6 à 8 (MN signifiant zone de Mammifères néogènes). Pour chaque zone ou MN, un gisement a été choisi pour servir de repère et de référence. Sansan a été choisi comme gisement de référence pour la zone MN 6. D'autres tables rondes (ou groupes de travail) ont eu lieu autour du même thème, organisées toujours par FAHLBUSCH. À l'issue de celle qui eut lieu en 1988 au château de Reisenburg près de Günzburg en Bavière et comme quelques-uns parmi les participants étaient revenus à Munich, K. HEISSIG m'a soudain demandé de réviser la faune de Sansan, toute la faune de Sansan. La seule monographie complète de la faune de Sansan était celle de FILHOL, parue en 1890, et aujourd'hui extrêmement vieillie. Devant l'ampleur de la tâche, mon premier réflexe a été un geste de recul, mais mon interlocuteur a insisté sur l'importance d'un tel travail dans le cadre même de nos travaux communs. J'ai promis de réfléchir et finalement décidé d'organiser un travail de collaboration. Les articles relatifs à l'historique du gisement, la géologie, la stratigraphie, la sédimentologie, la magnétostratigraphie, la flore, la malacofaune, et les groupes de vertébrés autres que les mammifères sont aujourd'hui terminés et constituent ce volume.

Léonard GINSBURG

Source : MNHN, Paris

1

Historique du gisement. Les fouilles et les hommes

Fernand CROUZEL

Laboratoire de Géologie, Institut Catholique de Toulouse
31, rue de la Fonderie, F-31000 Toulouse

RÉSUMÉ

L'historique du gisement est donné depuis sa découverte en 1834 par É. LARTET jusqu'à ce jour. Les principales fouilles furent celles de LARTET (1834-1839 et 1841-1847), LAURILLARD (1851-1852), FILHOL (1887-1889), HÜRZELER (1938 et 1955), BERGOUNIOUX & CROUZEL (1961-1971, 1974, 1976-1977), GINSBURG (1990).

ABSTRACT

Historical record of the locality of Sansan.

The history of fieldwork at Sansan is outlined. The site was discovered in 1834 by É. LARTET, who excavated during 1834 to 1839 and from 1841 to 1847. The main later excavations are those of LAURILLARD (1851-1852), FILHOL (1887-1889), HÜRZELER (1938 and 1955), BERGOUNIOUX & CROUZEL (1961-1971, 1974, 1976-1977), GINSBURG (1990).

Le gîte de Sansan a été découvert et inventorié dans la première moitié du XIX^e^ siècle par un avocat, Édouard LARTET, qui eut le premier mérite de comprendre la richesse et l'importance de ce terrain pour la science paléontologique. Il fouilla systématiquement et étudia avec compétence les fossiles recueillis. Il acquit là une expérience qui fit de lui un Maître pour les générations à venir. Si l'on peut dire qu'Édouard LARTET a révélé le site de Sansan et sa faune au monde savant, il serait juste d'ajouter que Sansan lui a révélé sa véritable vocation.

CROUZEL, F., 2000. — Historique du gisement. Les fouilles et les hommes. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 11-27. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

SANSAN AU TEMPS D'ÉDOUARD LARTET

Édouard LARTET est né le 26 floréal An IX (1801, le 15 mai) à En Poucouron, lieu-dit du village de Saint Guiraud (rattaché à partir de 1820 à Castelnau-Barbarens), foyer de la famille Lartet. L'acte le plus ancien au nom d'un Lartet date de 1489. Un arrêté du 26 frimaire An II établit à Auch un Musée provisoire et nomme le citoyen Lartet (son père probablement), professeur à l'Ecole des Arts et directeur du nouvel établissement. Il est chargé de rechercher les œuvres d'art dans les « Edifices nationaux ». La famille habitait alors la ferme de la Poucouroue, annexe du domaine d'En Poucouron. À l'âge de 7 ans Édouard entre au Lycée impérial d'Auch. Elève brillant, il figure parmi les trois lauréats récompensés par Napoléon lors de son passage à Auch. Il est bachelier à 18 ans et part à Toulouse préparer la licence en droit. Toutefois son ami et condisciple, l'Abbé Dupuy, lui-même naturaliste, a révélé qu'Édouard était attiré plus par les cours publics de littérature et de sciences naturelles que par ceux de législation.

En 1821, Lartet part à Paris pour étudier « la pratique du droit » (stage).

Quand il en revient, c'est pour exercer à Auch la profession d'Avocat (domicile rue Joseph Bara, alors St-Antoine). Plus tard il s'installe avec les familles de ses deux frères au château d'Ornézan (2 km au sud de Sansan), manoir du XIV^e^ siècle avec des adjonctions du XVIII^e^ siècle, que leur père avait fait restaurer. Madame Laplane, arrière-petite-nièce de Lartet, y demeure actuellement. Ornézan est à 17 km au sud d'Auch, sur la rive gauche du Gers ; Seissan, qui avait été chef-lieu de canton sous la révolution, est à 1,5 km plus au sud. La route d'Auch suit la vallée et est à peu près droite. C'est donc au château d'Ornézan que Lartet organisera son cabinet d'avocat. Plus tard, en 1839, il devait s'établir à La Bernisse, domaine situé à la sortie nord de Seissan, sur la rive gauche du Gers.

Le souci d'embellir le domaine mit Lartet en relation avec Pierre Saint-Martin, arboriculteur à Villefranche-d'Astarac. Ce dernier était né en 1793 à Labarthe (premier village au sud de Seissan) et s'était préparé à son métier dans une école spécialisée toulousaine. Le conseil de révision de 1812 l'avait réformé à cause de sa petite taille (1,526 m) et de « ses genoux cagneux et faibles ». Une lettre de Lartet, datée du 23 février 1837, demande à Saint-Martin de lui apprendre la greffe des arbres. Il devait devenir son chef de chantier à Sansan et ailleurs (dans le Gers et dans des grottes préhistoriques, tant périgourdines que pyrénéennes). Il administrait la Bernisse pendant les longs séjours à Paris de Lartet. Il servait de guide pour les amis paléontologues français ou étrangers en visite dans le sud-ouest de la France. Malgré un moment de susceptibilité et de brouille, l'amitié entre Lartet et Saint-Martin a été profonde. Madame Lartet le faisait soigner ; elle l'accompagne aux eaux, à cause de ses rhumatismes, à Cadéac-les-Bains. C'était un homme intelligent, sensible et dur au travail. Saint-Martin vécut une grande partie du temps à la Bernisse. Édouard Lartet l'appelait Piérète, diminutif significatif de sa taille, mais surtout terme de familiarité et d'amitié. Piérète Saint-Martin devait décéder à la Bernisse en 1870, à l'âge de 77 ans. Lorsque Lartet fit des fouilles en Dordogne, les femmes des ouvriers agricoles qui travaillaient à Sansan ne voulaient pas les laisser partir. « On ne pourra pas savoir ce qu'ils deviennent ». C'étaient des illettrés. Mais lorsqu'elles surent que Piérète venait, elles furent rassurées car lui leur écrirait des nouvelles.

Mais comment cet avocat et ce pépiniériste sont-ils devenus paléontologues ? Avocat, Lartet plaidait et aussi conseillait ses clients. Certains d'entre eux, cultivateurs illettrés et besogneux, ne pouvaient régler des honoraires en espèces. Ils apportaient à Lartet des « objets curieux », médailles, monnaies anciennes, antiquités gallo-romaines sorties de terre, restes énigmatiques. Il faut savoir donner, mais aussi recevoir pour ne pas humilier les pauvres. C'est ainsi qu'au début de 1834, un berger, Joseph Debat, qui vivait dans la petite ferme de Campané (ainsi nommée car son revenu avait été le salaire du carillonneur) au sommet du coteau qui domine à l'est l'église de Sansan, apporta à Édouard Lartet une grosse dent, recouverte d'émail teinté et brillant, trouvée sur ses terres. Elle provenait de la parcelle dénommée de mémoire d'homme « camp de los hossos ». De nombreux débris d'ossements justifiaient cette appellation ; on y trouvait en particulier ces fragments d'émail verdâtres dénommés « Turquoises de

Source : MNHN, Paris

Planselve ». L'abbaye cistercienne de Planselve (2 km au Sud de Gimont) avait été fondée en 1142, sur la basse plaine au milieu des bois, dans la vallée de la Gimone (lieu-dit l'Abbaye). Elle était connue au Moyen-Age pour ses ateliers d'orfèvrerie « et spécialement par ses grandes châsses en forme d'Eglise ». Recueilli en abondance, l'émail des dents de Mastodontes était monté en cabochons sur les reliquaires (Planselve fut détruite au début des guerres de religion et l'abbaye, transformée en chapitre de chanoines, s'installa à Gimont). Édouard Lartet n'était pas un collectionneur de curiosités, ni même un naturaliste de cabinet. Après avoir visité les lieux, il entreprit une rapide campagne de sondages, une fouille d'exploration.

Le 13 février 1834, LARTET écrit d'Ornézan à GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, professeur au Muséum, pour annoncer sa découverte. Son correspondant lit la lettre le 7 avril suivant à la réunion de la Société Géologique de France. Après quelques notes sur la fréquence des « débris organiques fossiles » dans le Gers, en particulier à Simorre, LARTET fait une première description pétrographique du terrain de Sansan, puis il cite la présence de bois de cerfs, de dents de carnivores, de ruminants et enfin la dent de Mastodonte qu'il rapporte à une espèce plus grande que *Mastodon angustidens* et rapproche du Mastodonte géant connu dans les Cordillères américaines. Il ne donne pas le nom du hameau de Sansan, mais situe le gisement à 4 lieues d'Auch. Ce texte est bien la déclaration de naissance du gisement de Sansan.

Intéressés, les membres de la Société Géologique de France demandent détails et précisions. LARTET répond par une lettre à M. MICHELIN (LARTET, 1836) et par l'envoi de divers échantillons : calcaire lacustre de Sansan, ossement d'un rhinocéros (*R. tetradactylus brevi maxillaris*) et de tortues. Il a fourni la même année — et à deux reprises — des détails à M. DE BLAINVILLE auquel il a envoyé, à l'intention du Muséum, deux demi-mâchoires et quelques ossements d'*Amphicyon*. Il compte lui envoyer bientôt les matériaux suffisants pour reconstituer deux espèces de Rhinocéros et une partie d'un troisième. En dénomination provisoire, il cite *Mastodon tapiroides* Cuvier, *M. tapiroides minus*, *M. angustidens* Cuvier (animal de Simorre), une sous-espèce plus petite (*M. angustidens minus*) et une encore plus petite (*M. minutus*), *Dinotherium giganteum* Kaup (dont il avait envoyé au Muséum une molaire et un fragment d'omoplate), *D. secundarium* Kaup (plusieurs molaires et une défense inférieure transférées au Muséum). Il annonce 6 espèces de Rhinocéros, dont *R. tetradactylus longimaxillaris* à une seule corne, *R. tetradactylus brevi-maxillaris* et un autre rhinocéros plus petit. Il parle d'une seule espèce de *Palaeotherium*, de cerfs abondants qu'il classe en 6 espèces dont une très petite, *Cervus pygmeus*. Il y a aussi un grand carnivore qu'il nomme provisoirement *Amphicyon*, des rongeurs, des tortues, des ornitholites (os fossiles d'oiseaux), deux espèces *d'Anoplotherium* ainsi que quelques restes d'un pachyderme, voisin des sangliers. Avec Saint-Ange de BOISSY, il a reconnu tout un ensemble de coquilles : la première année de fouilles était prometteuse. LARTET attaqua d'autre part la colline de Sansan par tous les côtés, au nord-ouest, au nord et au nord-est de Campané, au sud et au sud-est, afin de jalonner l'étendue et les zones les plus fécondes du gisement.

Averti par la Société Géologique de France de l'intérêt de ces découvertes, Guizot, Ministre de l'Instruction Publique, fit attribuer à Édouard LARTET une subvention destinée à la conduite des fouilles : 1.000 francs venaient du ministère, 1.200 francs de l'Académie des Sciences et 300 francs du Muséum, soit 2.500 francs or pour l'année 1837. C'est à cette époque que Lartet engagea pour la saison morte plusieurs ouvriers agricoles dont Bacon, homme fort de Sansan, et surtout Piérète Saint-Martin, chef de chantier, son factotum et gardien du gisement à partir de 1840. Le traitement de ce dernier alloué alors par le Muséum s'élevait à 50 francs par an (deux louis et demi).

Le renouvellement de la subvention gouvernementale devait poser de nombreux problèmes. Le chercheur gersois dut se livrer à une correspondance serrée avec ses bailleurs de fonds. On ne tarissait pas d'éloges dithyrambiques mais on soulevait des difficultés pour l'aider (il faut se rendre compte que les ministres, hommes politiques soumis aux aléas démocratiques, désirent des résultats immédiats qui confortent leurs bilans et non ceux de leurs successeurs). Bon an, mal an, les subventions furent maintenues jusqu'en 1839 compris. Mais Lartet devait déjà y mettre du sien car les fouilles de Sansan prenaient de plus en plus d'ampleur. Les relations avec l'administration étaient longues et complexes, soumises à des règles minutieuses. Ainsi, lorsque le paléontologue gersois eut besoin pour ses études du

Source : MNHN, Paris

prêt de quelques pièces du Muséum, originaires de Sansan, il fut obligé de faire expédier par le canal de la préfecture d'Auch une demande officielle. On n'avait pas fait autant de difficultés pour recevoir et engranger ses importants envois.

Au cours de la séance du 30 janvier 1837 à la Société Géologique de France, DESNOYERS donne lecture d'une lettre de LARTET datée du 16 janvier. Une prodigieuse quantité d'ossements a été trouvée. Tous ceux qui présentaient de l'intérêt ont été transférés au Muséum. Quelques détails de géologie et de stratigraphie relatifs au site sont précisés. Il cite la découverte d'ossements du grand « Pangolin », défini par CUVIER sur des phalanges unguéales bifurquées provenant d'un gisement des bords du Rhin. Cet animal aurait été un Edenté gigantesque (7,5 à 8 m de haut). A Sansan, LARTET a eu la bonne fortune de trouver, outre plusieurs phalanges, d'autres ossements et surtout plusieurs dents « machelières ». Ce n'est donc pas un Edenté. LARTET lui donnera le nom de *Macrotherium*. Le fouilleur cite l'importante découverte d'un singe (denture complète avec « 4 incisives, 2 canines, 4 fausses molaires et 6 vraies en série continue »). C'est la formule dentaire commune à certains singes et à l'homme. LARTET note les ressemblances et différences morphologiques avec la dentition inférieure de ce dernier. Il s'agit du *Pliopithecus antiquus* Blainville.

Les fouilles et les découvertes se poursuivent, et des *Comptes rendus à l'Académie des Sciences* paraissent en 1837 et 1838. Deux parmi ces communications sont présentées par le physiologiste P. FLOURENS, formé à l'école de Cuvier. En 1839 paraît dans l'Annuaire du département du Gers la notice de LARTET sur la colline de Sansan. Cette présentation sera rééditée en 1851 sous la forme d'un opuscule de 45 pages, chez Portes à Auch (LARTET, 1839-1851). Après 1839, Lartet ne touchera plus de subvention officielle. Il continuera néanmoins les fouilles de 1841 à 1847 sur ses propres deniers et avec l'aide d'amis dévoués. En 1845, il rendra compte à l'Académie des Sciences de ses travaux (LARTET, 1845). Déjà son intérêt s'ouvrait à l'ensemble des gisements du Miocène aquitain et européens. Après son mariage (1840), Lartet achète la maison de la Bernisse où il put recevoir commodément ses amis. On cite entre autres Constant Prévost, G.L. Laurillard, A. Milne-Edwards, H. Christy séjournant dans cette demeure accueillante.

Mais le Muséum reste intéressé par Sansan. Une lettre de Laurillard annonce à Pierre Saint-Martin l'envoi d'une somme de 240 francs pour indemnités de traitement en 1845. La même année, Constant Prévost vient visiter Sansan et d'autres localités méridionales ; accompagné par Piérète, il va jusqu'à Saint-Jean-Pied-de-Port. Ce savant pense alors assurer au Muséum National la possession d'un gisement si important pour la Science. Son rapport au Ministère a été publié au *Bulletin de la Société Géologique de France* dans la réunion du 2 mars 1846. PRÉVOST donne alors la plus ancienne coupe cotée connue de Sansan. C'est de haut en bas :

— sable grossier et banc de grès, 8 m ;
— banc calcaro-marneux renfermant de nombreux débris de Mammifères terrestres, de Reptiles, de Poissons et de Mollusques d'eau douce, 8 m ;
— bancs horizontaux de marne argileuse, marbrée, jaune-rougeâtre alternant régulièrement avec des grès plus ou moins fins. Quelques fossiles terrestres d'eau douce ont été trouvés dans ces assises tertiaires dont l'épaisseur est de 36 mètres.

Cette coupe réduit la hauteur de la colline et néglige les assises surmontant le gisement ; par contre, elle multiplie par 4 la puissance des couches fossilifères. Peut-être Prévost jugeait-il une telle présentation plus favorable pour l'obtention de crédits ? En 1847, il avait gain de cause. Quatre hectares de terrain, avec la maison de Campané furent achetés au « Sieur Dallas » pour la somme de 5.500 francs. Lartet avait facilité la transaction et cédé une parcelle déjà acquise par lui. Alors on plaça sur la porte de la maison une planche portant l'inscription « Muséum de Paris ». Quel contraste entre cette masure et les bâtiments parisiens qui portent le même titre. En 1961, la pancarte pendait lamentablement et la fermette passait vers l'état de ruine.

À partir de 1847, le Muséum est devenu maître des lieux et personne n'a le droit de fouiller sans son autorisation. Tant que Lartet a vécu et que Piérète a fait ses tournées de contrôle, cette disposition semble

Source : MNHN, Paris

avoir été bien respectée. Ceci n'empêchait pas des amateurs amis d'obtenir de Lartet une petite boîte de fossiles. L'une d'entre elles se trouve dans les réserves du Muséum. Elle contient des restes de petits mammifères et d'oiseaux communs dans le gisement. Un « tableau » m'a été offert pour le laboratoire de géologie de l'Institut Catholique de Toulouse par Monsieur Barnetche, érudit gersois. Ce panneau est daté de 1885 et appartenait à la famille Deghilage d'Auch. Les fossiles sont fixés par des fils de fer sur une planche recouverte de papier, présentation qui correspond bien aux « Cabinets de curiosités » de l'époque (fragments de mâchoire et d'os de Cervidés, d'*Anchitherium*, dent et phalange terminale, moules d'Hélix et de Limnée et, plus intéressant, le fémur d'un Rhinocéros).

En 1851 et 1852, le Muséum chargea LAURILLARD d'effectuer des fouilles à Sansan. Travailleur consciencieux et effacé, il est connu principalement comme le dessinateur de Cuvier. Né en 1783 à Montbéliard, il est l'aîné d'une famille de huit enfants. Sa mère, veuve prématurément, a du mal à les faire vivre. Il doit son éducation à une institution charitable qui donnait des cours gratuitement aux pauvres. Jusqu'à 20 ans, il donne des cours de dessin et vit dans la misère. En 1803, il va à Paris et se fait admettre dans l'atelier du peintre d'histoire Regnault. Recommandé à Cuvier par quelques compatriotes, celui-ci lui donne à exécuter quelques planches d'insectes, puis le prend comme « dessinateur et secrétaire », à 1100 F d'appointement. Laurillard renonce alors à la peinture et devient exclusivement dessinateur d'histoire naturelle. La plus grande partie des planches des leçons d'Anatomie Comparée et du grand ouvrage sur les ossements fossiles sont dues à Laurillard. Cuvier avait une confiance totale en lui. Il ne vérifiait jamais son travail et l'emmenait partout. Laurillard le suivit ainsi à travers l'Allemagne, les Pays-Bas et l'Italie où Cuvier est chargé par le Ministère d'organiser l'instruction publique. Dans son testament il lui confie, et à lui seul, la charge de la publication de son Anatomie Comparée. Tant que Cuvier vécut, Laurillard s'identifia à son ombre. Dévoué au maître et à sa famille, il aida Mme Cuvier après son veuvage. La seule activité extra-muséum qu'on lui connaît est qu'il consacrait ses dimanches à visiter les pauvres. Suscité plusieurs fois pour occuper une chaire de professeur au Muséum, il refusa toujours, par excès de modestie. Après la mort de Cuvier, il s'intéressa uniquement à la paléontologie et ses fouilles à Sansan furent le couronnement de sa carrière.

Il fit attaquer la colline de Sansan par le nord où la couche fossilifère, quoique moins épaisse, était très prometteuse. Il ne chercha pas, explique-t-il dans son compte rendu officiel de 1851, les ossements des petites espèces de mammifères, d'oiseaux, de reptiles et de poissons que Lartet avait extraits en lavant le sédiment sur tamis et séchés avant triage, mais il fit répandre les marnes fossilifères sur le terrain afin qu'elles soient lavées par les pluies, puis séchées par la chaleur solaire, avant le triage au printemps suivant. Il ne nous donna jamais le compte rendu des résultats de cette méthode archaïque.

Ses recherches sur les grands mammifères furent plus productives. Sur les 666 m^2 fouillés, les ossements furent très abondants surtout en Mastodontes de diverses espèces dont il discuta la nature. Il découvrit en particulier les restes d'un animal presque complet qui sera plus tard monté dans la Galerie du Muséum. Il examine des restes de jeunes et rend compte du mode de remplacement des dents, alors objet de discussion. Sa découverte est corroborée en même temps par une trouvaille de Lartet à Simorre. Viennent ensuite par ordre d'abondance, les cervidés avec des multitudes des bois, les restes de Rhinocéros tandis que les Paléothères (en fait *Anchitherium*) et les carnassiers sont plus rares.

Enfin Laurillard se préoccupe de la restauration de la fermette du Campagné où avait résidé Joseph Debat. La toiture se dégradait d'année en année et il fallait rendre la maison habitable pour un gardien. En effet, les amateurs de curiosités venaient souvent se livrer à des collectes, voire à des fouilles clandestines. Son souhait n'a pas été suivi d'effets.

Laurillard comptait reprendre les fouilles au printemps 1853, mais il s'éteignit en janvier. Son chroniqueur de Montbéliard eut pour lui ce mot charmant et si vrai : « sa vie s'est écoulée semblable à ces ruisseaux inconnus et limpides, qui tracent un sillon solitaire sous l'ombre des bois et dont les rameaux les plus rapprochés entendent seuls le murmure » (DUVERNOY, 1854).

En 1852, Lartet s'installe à Toulouse pour l'éducation de son fils Louis qui vient de rentrer, à 11 ans, dans le lycée de cette ville. Son séjour toulousain sera court. Lartet va bientôt s'installer à Paris où il pourra disposer de bons instruments de travail. Ses domiciles sont connus, d'abord 7 rue Saint-Thomas

Source : MNHN, Paris

d'Enfer puis, à partir de 1860, 159, rue Saint-Jacques et en 1863, 15 rue Lacépède. Il travaille alors dans son laboratoire personnel, sis en rez-de-chaussée, rue Guy de la Brosse. Là, il entrepose, entasse, classe, étiquette les fossiles de Sansan et de nombreux autres gisements. Tous les mercredis, il accueille dans ce local des étudiants de tous âges et de tous pays. Il explique, répond à leurs questions. A cette époque, il voyage hors de France, en Espagne, en Angleterre pour étudier et comparer. Il est reçu par les amis qu'il a lui-même accueillis à la Bernisse. Toutefois ses vacances restent gersoises et méridionales. Il travaille sur les faunes de l'époque préhistorique en Périgord et sur la bordure pyrénéenne à Aurignac, à la Madeleine, aux Eyzies de Tayac, etc. C'est dans ce dernier site qu'avec son ami Christy il trouva une lame d'ivoire portant en gravure un Mammouth ; il prouvait ainsi la coexistence de l'homme préhistorique et des faunes disparues. Il s'intéresse aussi aux mines métalliques pyrénéennes.

Mais LARTET n'oublie pas Sansan ; il étudie le résultat des fouilles pratiquées en ses absences sous la direction de Piérète. La correspondance avec ce collaborateur est abondante. Il lui donne des directives précises : à tel endroit, la tranchée n'a pas été suffisamment approfondie, car près de la surface les ossements sont friables voire évanescents ; il faut aller plus profondément. Il demande des nouvelles de Bacon et des ouvriers-cultivateurs, souvent propriétaires de tout petits domaines. LARTET entretient une correspondance abondante avec des géologues, paléontologues et préhistoriens de renommée internationale. Il est aussi en relation avec des chercheurs plus humbles, les conseille, les anime et leur sert de recours ; mais il est par eux au courant de beaucoup de découvertes fortuites.

LARTET avait fait à Sansan six saisons de fouilles de 1834 à 1839, puis sept campagnes de 1841 à 1847. Nous avons parlé des recherches de LAURILLARD en 1851 et 1852. A. MILNE-EDWARDS fit ensuite des fouilles en 1856. Aidé par son fils Louis, LARTET procède en 1868 à sa quatorzième et dernière saison de fouilles. Dans sa publication de 1851 il avait noté l'essentiel de la coupe de Sansan. Sur les pentes septentrionales il retient de haut en bas :

A grès ou molasse d'eau douce, sans fossile ;

B marne à structure schistoïde, sans fossile ;

C ensemble de couches fossilifères ;
* Marne avec massifs, plaques tabulaires et rognons de calcaire compacts, ossements de Mammifères, de tortues, moules et coquilles ;
* Assise très mince de calcaire à structure cristalline rose pâle empâtant des coquilles et parfois des ossements ;
* Marne argileuse avec ossements et coquilles disséminées ;
* Amas détritique de coquilles agglutinées par la marne. Mollusques et vertébrés fragmentés de tous ordres. Les ossements de petits mammifères sont récupérables par lavage ;
* Concrétions marneuses et galets de même nature avec graviers quartzeux, tantôt libres, tantôt cimentés en poudingues et renfermant des ossements de grands carnivores ;

D Marne et calcaire marneux qui forme ici l'assiette inférieure du dépôt ossifère proprement dit, moules de coquilles terrestres ;

E Alternance de grès, marnes, calcaires marneux et de poudingues jusqu'à la base de la colline.

Sur le versant sud, les termes C et D sont remplacés par un calcaire marneux en 2 bancs, d'épaisseur variable et quelquefois séparés par un lit très mince de marne.

LARTET souligne l'horizontalité des couches supérieures et le relèvement des assises basales depuis le nord en direction de l'est et de l'ouest. Toutefois on peut regretter que LARTET n'ait pas cru utile de noter l'épaisseur des strates. Mais une planche lithographiée permet une reconstitution.

Le catalogue des espèces fossiles a été repris par E. D'ARCHIAC (1868), professeur au Muséum, grâce aux listes remises à jour par LARTET lui-même : 71 espèces de Chéloniens, Sauriens, Ophidiens et Batraciens, plus de 40 espèces de coquilles fluviatiles et terrestres. D'autre part LARTET projetait une publication collective et une étude de tous les fossiles trouvés à Sansan. Lui-même devait décrire les mammifères. A Alphonse MILNE-EDWARDS étaient réservés les oiseaux, à Hector GEORGES les reptiles, à

Source : MNHN, Paris

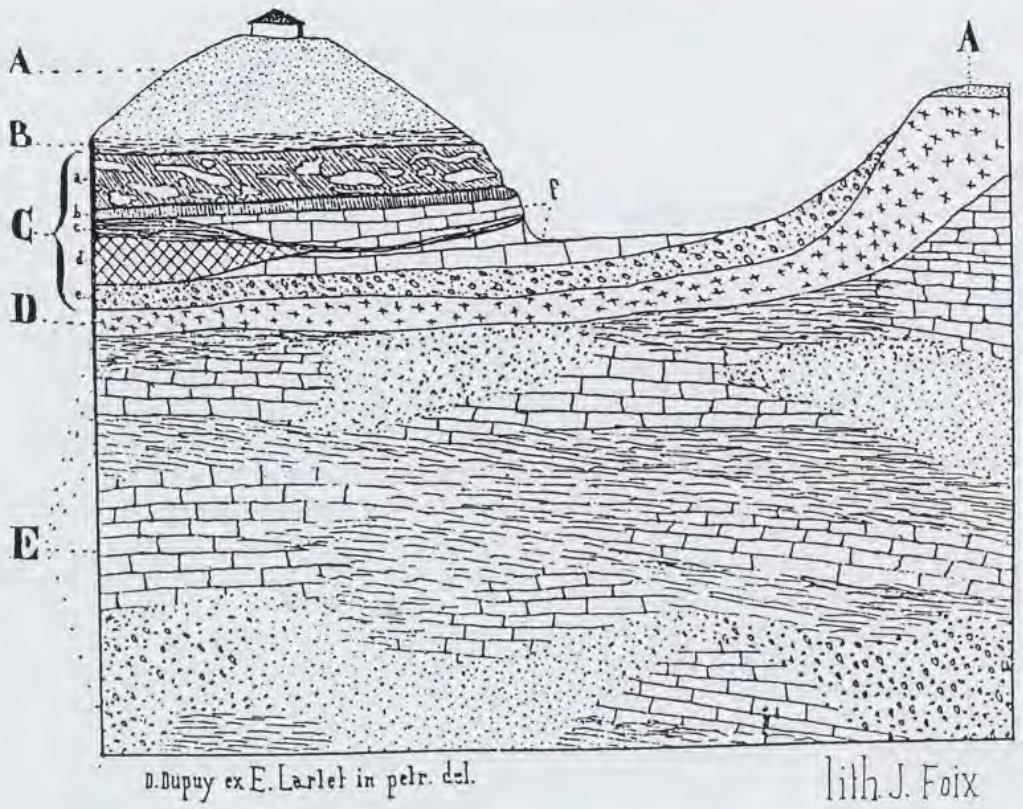


FIG. 1. — Coupe géologique de la colline de Sansan, d'après LARTET (1851).
FIG. 1. — Geological cross-section of Sansan Hill, from LARTET (1851).

Émile SAUVAGE les poissons et enfin à J.R. BOURGUIGNAT les mollusques. Déjà au temps de Lartet, pour faire leurs comparaisons, les chercheurs étaient obligés de se référer à des sources difficiles à consulter, avec des descriptions partielles, incomplètes, d'époque et de valeur diverses. D'où le projet de LARTET, repris maintenant, plus d'un siècle après, par Léonard GINSBURG. Seule l'étude de J.R. BOURGUIGNAT parut en 1881. Elle est déconcertante car elle distingue sur des critères souvent infimes 69 espèces terrestres et 38 fluviatiles, non sans quelques exagérations. Si cet ouvrage est traité de remarquable par H. FILHOL en 1891, il est noté déconcertant et même « néant » par G.H. DOLLFUS en 1915. Avant lui, divers auteurs, Saint-Ange de BOISSY (1839), l'Abbé DUPUY (1843, 1850), Jean-Baptiste NOULET (1854), F. SANDBERGER (1875) et BOURGUIGNAT lui-même (1857) avaient écrit sur les mollusques de Sansan.

Dans les dernières années de la décennie 60, LARTET est connu, célèbre et doit assurer de nombreuses activités officielles. Il participe à la préparation de l'Exposition Universelle de Paris, en 1867. Il est membre de la Commission de Topographie de la Gaule, de la Commission d'Histoire du Travail dont il assure le bon fonctionnement, du Comité d'Organisation du Musée de Préhistoire de Saint-Germain-en-Laye. En 1866, il est appelé à la Présidence de la Société Géologique de France. Il est membre de la Société Royale de Géologie de Londres, de l'Académie des Sciences, Inscriptions et Belles Lettres de Toulouse et de nombreuses sociétés savantes, françaises et étrangères. Il est fait officier de la Légion d'Honneur, chevalier de l'ordre suédois de l'Étoile Polaire, sans compter de nombreuses autres décorations.

Après la mort tragique de E. d'Archiac, les professeurs du Muséum, réunis le 31 mars 1869, cooptèrent LARTET pour lui succéder dans la chaire de d'Orbigny et de Cuvier. Mais depuis un voyage en Castille avec son fils Louis, sa santé était ébranlée. Il n'eut même pas le temps de prononcer sa leçon inaugurale car à la fin de 1869, les médecins lui prescrivent un repos absolu. LARTET rentre alors

Source : MNHN, Paris

définitivement dans le Gers. Déjà Piérète Saint-Martin, son ami et collaborateur, mourait à la Bernisse en 1870, le précédant de peu dans « la vie éternelle ». LARTET est mort lui aussi à la Bernisse, le 29 janvier 1871, le jour même de l'entrée des troupes de Guillaume 1[er] dans Paris (PÉRÉ, 1972, 1974).

SANSAN APRÈS ÉDOUARD LARTET, 1877-1990

Sansan est resté en sommeil de nombreuses années. Il devait reprendre vie pendant les fouilles de FILHOL de 1887 à 1889. Cet anatomiste et paléontologue était un méridional. Son nom de famille signifie filleul en languedocien. On retrouve ce mot pour désigner un portail de la basilique Saint-Sernin de Toulouse proche des fonts baptismaux. FILHOL est né le 11 mai 1843 à Toulouse. Son père, pharmacien et chimiste, professeur à la Faculté de médecine, directeur de l'école de pharmacie et du Muséum de Toulouse, devint maire de cette ville. Il est connu par des travaux de botanique, de chimie organique et de toxicologie. FILHOL, formé par ce père naturaliste, fit de brillantes études conjointes de médecine et de sciences, se passionnant pour tout. Dès l'âge de vingt ans (1863), il signe avec le Professeur GARRIGOU une étude sur l'âge de la pierre dans la vallée ariègeoise de Tarascon, aux Comptes rendus de l'Académie des Sciences. En 1873 il publie sa thèse de médecine devant la faculté parisienne sur « la sensibilité récurrente de la main ». En 1874 et 75 il participe comme naturaliste et médecin à la mission envoyée par l'Académie des Sciences à l'île de Campbell dans le Pacifique, pour observer le passage de Vénus devant le soleil. Si les astronomes furent déçus à cause d'un ciel orageux, FILHOL mit à profit ce temps pour parcourir les îles de cette région australe. Il rapporta pour le Muséum parisien un matériel considérable. En 1876 il soutint à Paris sa thèse de Sciences naturelles sur « l'étude comparée des squelettes de Mammifères dans les gîtes tertiaires et quaternaires. » Il est alors déjà entré dans le personnel de l'Université de Toulouse. Il deviendra professeur titulaire de Zoologie en 1879. En 1883, il fait partie de l'expédition de dragages des fonds du Golfe de Gascogne, réunissant de nouvelles collections, en particulier de très belles éponges à squelettes d'opale.

Mais ces études zoologiques ne comblent pas sa passion pour l'anatomie comparée. En 1885, il abandonne sa chaire de titulaire à Toulouse pour entrer au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris comme Sous-directeur du Laboratoire de Zoologie anatomique (École des Hautes Études). Mais ce changement, cet abaissement de carrière n'avait qu'un but ; c'était le marchepied qui fit de lui en 1894 le Professeur d'Anatomie comparée du Muséum parisien. Durant toutes ces années, FILHOL est pris par de nombreuses fouilles, en particulier dans les phosphorites du Quercy, à Saint-Gérand-le-Puy et surtout à Sansan. Il accomplit sur ce dernier site trois campagnes de 1887 à 1889. Il désirait étudier en détail et publier l'anatomie des Mammifères de Sansan. Dès le début, il sut profiter de l'expérience de ses prédécesseurs MILNE-EDWARDS et Louis LARTET, le fils d'Édouard. La zone attaquée par FILHOL se situe au Nord de la maison de Campané et aussi au sud-est de la colline. Les travaux furent menés systématiquement, avec une main-d'œuvre ouvrière nombreuse et des moyens importants. Une photographie du chantier, visible au Muséum de Paris, montre le front de taille nord avec le decauville qui servait à éliminer les déblais.

Les fouilleurs mirent à jour en 1889 un squelette complet de *Chalicotherium magnum* qu'on peut voir maintenant dans la galerie de Paléontologie du Muséum au sommet de l'escalier (VIRET, 1958, pl. 1). LARTET n'avait disposé que de restes partiels, des pattes aux griffes puissantes, de dents et divers os. Il avait pu ainsi éliminer l'attribution aux Édentés. Après l'étude du squelette complet et de sa denture, FILHOL put confirmer l'intuition de LARTET. Désormais, *Macrotherium* et *Chalicotherium* étaient identiques. Les fouilles donnèrent à FILHOL des parties importantes des squelettes de plusieurs mammifères fossiles, en particulier de Carnivores. Lorsqu'il publia son ouvrage sur les Mammifères fossiles de Sansan (1891), il put opérer des reconstitutions (*Amphicyon major, Hyaemoschus crassus, Dicrocerus elegans*). FILHOL procéda à une description détaillée de pièces squelettiques. Son texte est parfois difficile à suivre par suite de l'absence d'un vocabulaire précis. Cet ouvrage important, accompagné de 46 planches lithographiées est resté pour nous, jusqu'à ce jour, une référence majeure sur la faune de Sansan.

Source : MNHN, Paris

L'auteur n'a pas oublié dans son introduction de noter ses observations sur la succession des terrains fossilifères. Comme LARTET, il fait une distinction entre les coupes nord et sud.

Coupe nord, du sommet à la base :

— Lit d'argile azoïque qui forme, avec un banc de grès de 40 cm, le sommet du coteau. Puissance sous la maison : 7 mètres ;

— banc calcaire (30 cm), avec des empreintes de poissons à la partie supérieure et quelques débris osseux au contact inférieur. Sa puissance tend à augmenter du nord vers le sud. Sa grande dureté a obligé l'auteur à user de la mine ;

— marne avec de nombreux débris de coquilles d'eau douce et à longs intervalles quelques débris d'ossements ; puissance : 20 à 40 cm ;

— dépôt de couleur violette (40 cm) avec nombreux ossements et débris de coquilles. Les restes d'animaux correspondent à des tailles petites ou moyennes. Ils sont très fragiles ;

— marne grise (90 cm à 1 m) où des ossements de grands herbivores sont plus ou moins enfoncés d'après leur poids. Elle se décompose en :

* marnes grises, plastiques (70 cm) ;

* amas de rognons calcaires dispersés dans les marnes (20 à 30 cm). A la face supérieure adhèrent de gros ossements ;

* en se déplaçant vers l'est, un petit lit de marne, puis une couche violette de 1 cm rappelle le niveau 4, avec des ossements de taille moyenne et, au-dessous, 4 m de marne avec quelques fossiles.

— l'assise calcaire du « fond du lac ».

À l'est et à l'ouest, les sondages ont retrouvé, sous les grès et argiles de couverture, les assises fossilifères. Sous les marnes azoïques, se trouvent :

* Rognons calcaires juxtaposés (20 cm) ;

* Marne (20 à 30 cm) ;

* Couche violette (10 cm) ;

* Marnes grises (30 à 40 cm) ;

* Calcaire du « fond du lac ».

Au sud, sous les grés et argiles azoïques :

* Ensemble de calcaires marneux avec poches de marne (50 cm) ;

* Couche violette réduite en épaisseur (7 à 8 cm) ;

* Calcaire marneux carrié qui remplace peu à peu les marnes grises (1,40 m).

Les sondages périphériques de FILHOL montrent bien que le gisement est situé sur un delta lacustre dont l'axe central se trouvait sous l'emplacement de la fermette et dont l'orientation se dessinait du sud vers le nord.

À l'époque du Professeur C. POUCHET, prédécesseur de FILHOL, les collections d'anatomie comparée du Muséum étaient entassées dans l'ancienne « Régie des Fiacres », local peu commode où la classification du matériel ne pouvait guère être mise en évidence dans un ordre logique. La construction de la nouvelle galerie d'anatomie comparée en 1898, toujours en usage aujourd'hui, obligea FILHOL à délaisser ses occupations, en dehors de l'enseignement, pour se consacrer au déménagement, à l'ordonnance et à la disposition des pièces fossiles et anatomiques. Bien entendu il ne fut pas seul à s'en occuper ; des collègues, des assistants, des membres du personnel furent aussi sur la brèche. Mais FILHOL voulait tout voir, contrôler et diriger. On chercha à placer les pièces dans un ordre logique, celui de l'anatomie et celui de l'évolution. On chercha à tenir compte des formules dentaires. Les montages métalliques lourds

Source : MNHN, Paris

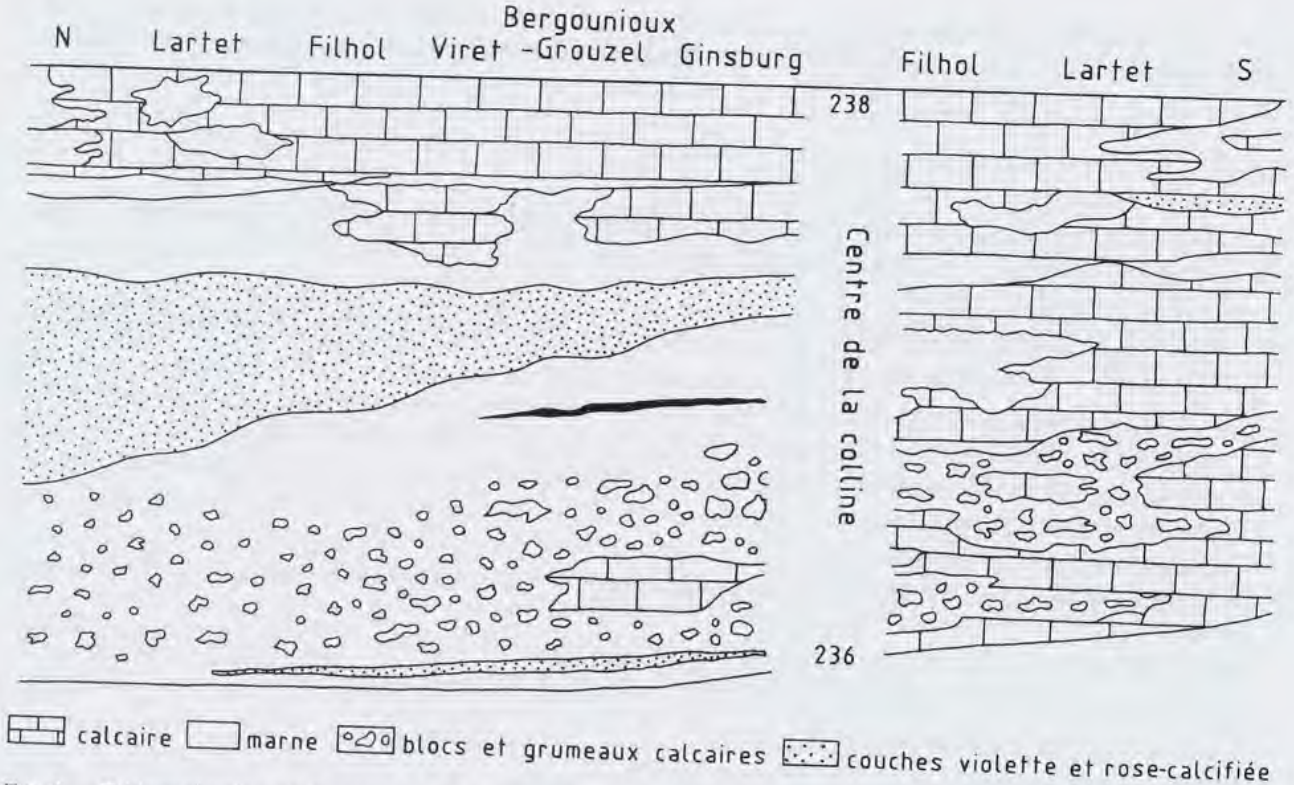


FIG. 2. — Tableau récapitulatif des coupes effectuées par É. LARTET (1834 à 1839, puis 1841 à 1847 et 1856), par H. FILHOL (1887 à 1889), par J. VIRET et J. HÜRZELER (1938, 1939, 1955), par F.M. BERGOUNIOUX et F. CROUZEL (1963 à 1971 et 1974 à 1976) et par L. GINSBURG (1990).

FIG. 2. — Recapitulative chart of cross-sections made by LARTET (from 1834 to 1839, then 1841 to 1847 and 1856), FILHOL (from 1887 to 1889), VIRET and HÜRZELER (1938, 1939, 1955), BERGOUNIOUX and CROUZEL (from 1963 to 1971 and 1974 to 1976) and GINSBURG (1990).

qui soutenaient les squelettes des gros animaux défiguraient ces derniers et gênaient l'observation. Il fallut en dessiner de nouveaux plus légers et mieux adaptés. Si l'on en croit les traditions orales internes tout ce travail ne se fit pas sans discussions passionnées et même sans éclats de voix.

Après l'inauguration de la galerie, FILHOL dut se mettre à un autre travail de rangement, celui des réserves, avec des milliers de squelettes et de préparations anatomiques. Il fut alors aidé par son élève H. NEUVILLE. Le travail se faisait dans les sous-sols du Muséum (NEUVILLE, 1903). Or, à la suite de pluies répétées et abondantes, la Bièvre (rivière des castors) avait dangereusement gonflé. Cette rivière dont la belle vallée est si pittoresque avait été canalisée et anciennement mise en souterrain avant même sa rentrée dans Paris. Mais sous la ville elle sert d'égoût, jusqu'à son confluent avec la Seine, près du pont d'Austerlitz. Les sous-sols du Muséum, bien mal placés, furent envahis par des eaux nauséabondes qui, dans un fort courant, renversaient les meubles et imprégnaient les préparations. Au milieu des pompiers et des égoutiers venus à son secours, FILHOL passa plusieurs jours dans ce milieu malsain, dirigeant le personnel, pestant à cause des pertes irréparables, en bottes d'égoutier, avec de l'eau jusqu'à la hauteur du genou. Il fut assez gravement intoxiqué. C'était un passionné que l'excès de travail, le manque de repos et de détente devaient emporter prématurément, le 28 avril 1902. Mais sa vie a marqué dans l'histoire de Sansan.

Après FILHOL, le gisement de Sansan resta longtemps abandonné. On signale en 1915 le passage de G.F. DOLLFUS qui étudiait alors la molasse d'Armagnac (DOLLFUS, 1915). La paléontologie était moins l'objet majeur de son travail que la stratigraphie et la pétrographie. Il a relevé alors une coupe des terrains fossilifères. Entre 1918 et 1938 se situe le mystère de l'anglais BURFORD. Les fouilles de ce dernier se situent à l'ouest de la colline, près du premier embranchement vers la gauche, quand on descend le

Source : MNHN, Paris

chemin de Campané. On ne sait rien sur la date précise de sa campagne ni sur les résultats de son travail, probablement relatif aux Mollusques. Le Père BERGOUNIOUX a cherché en vain au British Museum une documentation sur lui et un témoignage sur ses études. La malveillance locale, sans doute héritée du passage des troupes du Prince noir ou peut-être des luttes entre Armagnacs et Bourguignons, prétend que BURFORD est reparti « à la cloche de bois », oubliant de payer aux ouvriers locaux les salaires de la dernière semaine. Mais les traces de fouilles sont toujours visibles. Ce sont des trous profonds envahis par l'eau tandis que les déblais non évacués en garnissent les bords.

Une nouvelle campagne a été menée en 1938 par J. VIRET de Lyon et J. HÜRZELER, alors assistant au Naturhistorisches Museum de Bâle. Leurs travaux se localisent en deux secteurs, au nord et au nord-ouest de Campané. VIRET a publié en 1939 une coupe sommaire. De haut en bas, il note :

* Grès grossiers et cailloux quartzeux du sommet ;
* Argile à tuile, 5 à 7 m ;
* Dalle (calcaire en plaquette puis calcaire marneux cristallisé) très dure qui dut être attaquée à la mine (3 cm à 1 m) ;
* Argile grise, pétrie de coquilles écrasées (15 à 20 cm) ;
* Couche violette : argile et coquilles triturées, ossuaire de Cervidés ;
* Argile verte, très plastique où les os sont blancs et durs.

Des sondages à l'est, au sud-est et au nord de la colline vinrent compléter leur documentation.

En 1955, HÜRZELER a repris les fouilles au nord-est de Campané en présence de R. HOFFSTETTER, représentant le Muséum de Paris. Le paléontologue bâlois, qui étudiait alors les Primates supérieurs (HÜRZELER, 1954), espérait compléter sa documentation sur les Pliopithèques de Sansan. Il désirait aussi réunir des éléments nécessaires à l'étude des micro-mammifères du gisement. Aussi porta-t-il ses efforts sur la couche violette, la plus riche. Il a débité cette assise en larges plaques que des camions ont transporté jusqu'au Muséum de Bâle. Si la chance des fouilleurs n'a pas favorisé son premier projet, le second a pu être fructueusement exécuté. D'innombrables pièces dentaires et squelettiques de Rongeurs, d'Insectivores et de Chiroptères ont été mises à la disposition des chercheurs par le Muséum de Bâle.

Peu après, une étude sur les « Carnivores de Sansan » paraissait dans les Mémoires du Muséum de Paris (GINSBURG, 1961). L'auteur y fait un inventaire complet, la description et le classement de tous les restes de cet ordre trouvés à Sansan et conservés à Paris, Toulouse, Lyon et Bâle. Il s'attache à retrouver les liens phylétiques unissant entre elles ces formes fossiles. Il ouvre le chapitre écologique en donnant un aperçu de la vie et des migrations des groupes de Carnivores. Une liste comprenant 20 genres (dont un seul est ici représenté par 2 espèces), permet d'entrevoir la grande variété de cette faune au Miocène. Deux ans plus tard le même auteur complétait cette étude par une revue de tous les Mammifères de Sansan collectés avant 1960 (GINSBURG, 1963).

En 1960, Le Père BERGOUNIOUX et moi-même, après consultation d'HÜRZELER, et sur autorisation du Professeur LEHMAN, avons décidé de reprendre les fouilles de Sansan. L'état du gisement était lamentable. Sur le versant nord où nous désirions travailler, les fossés, remplis d'eau et de boue, étaient envahis par la végétation. Des arbres de plus de 10 mètres de haut avaient poussé sur les terrils de déblais. Au-dessus d'un cloaque permanent, des éboulements s'étaient produits, masquant complètement le front de taille. Au sommet, la ferme de Campané, en partie détruite, présentait des toits effondrés. Grâce aux subventions du C.N.R.S., une entreprise de travaux publics évacua les déblais d'anciennes fouilles, faisant apparaître une coupe vierge. Un canal fut creusé pour l'assainissement du gisement et un cheminement aplani pour véhiculer les futurs déblais au loin, plus bas que les niveaux fossilifères.

L'année suivante, en 1961, une première campagne menée avec la collaboration de GINSBURG nous mettait en contact avec les couches fossilifères, permettait les premières récoltes et précisait les méthodes de travail. Il parut évident qu'il fallait fouiller par paliers horizontaux, afin de rechercher les portions de squelettes, voire des squelettes entiers, dont LARTET et FILHOL avaient affirmé l'existence. C'est une des

Source : MNHN, Paris

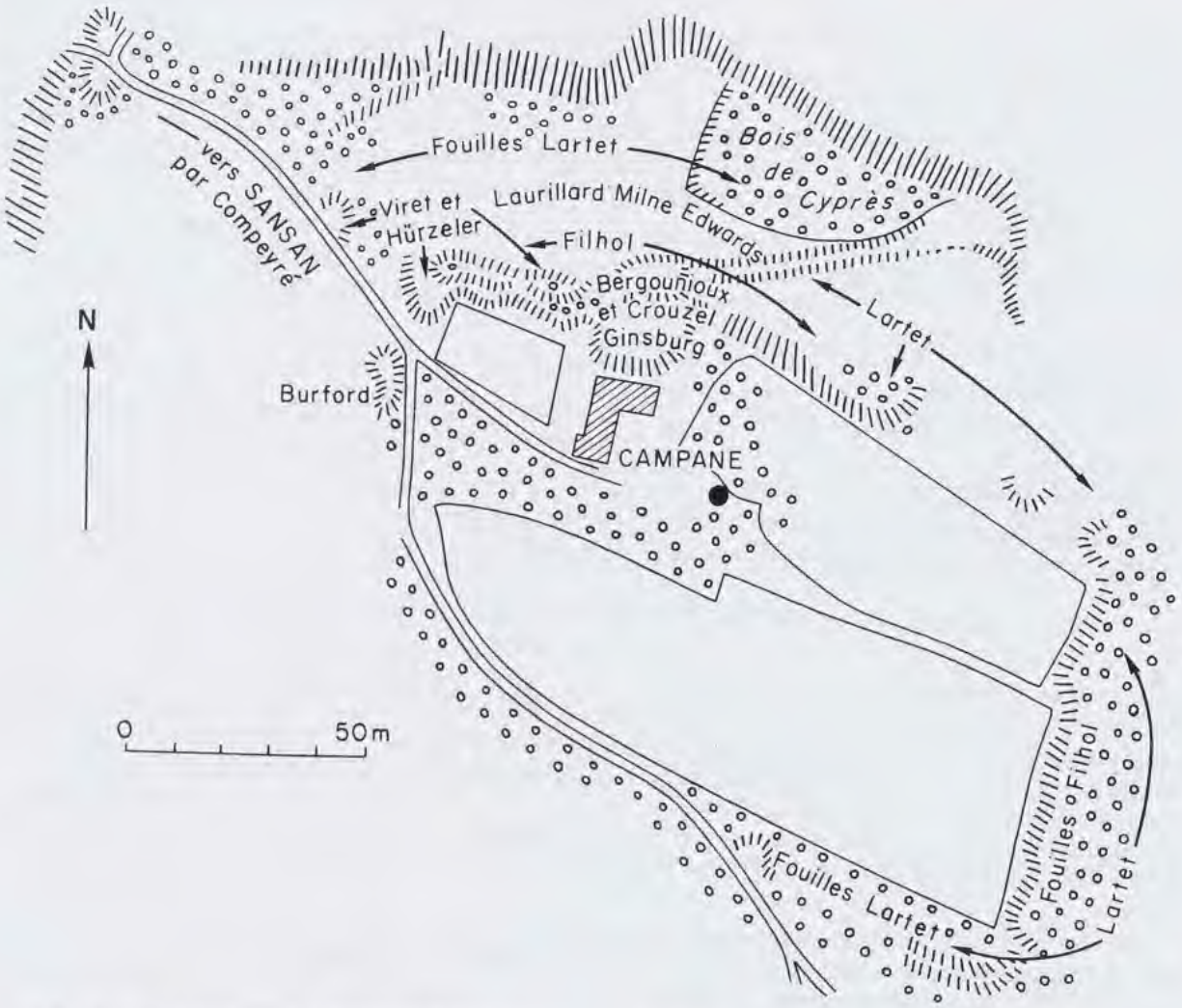


FIG. 3. — Plan du gisement fossilifère de Sansan (Gers) avec indication des zones fouillées par chaque chercheur.
FIG. 3. — Ground plan of the Sansan fossil diggings with zone and research worker notations.

caractéristiques importantes du gîte de Sansan. Il fallait relever leur disposition en couche. Il fallait aussi s'occuper des micro-mammifères, si nombreux dans la couche violette. Sous la direction de Sabine BAUDELOT, celle-ci a été lavée et concentrée, le tri devant se faire ensuite au laboratoire.

La coupe détaillée du versant nord comprend, de haut en bas, avec indication des altitudes :

— 245 à 243 : molasse supportant la maison ;
— 243 à 238 : marnes jaunes azoïques ;
— 238 à 236 : couches fossilifères comprenant :
  * calcaire blanc compact, desquamé en surface et dur dans la masse. Quelques empreintes de feuilles et de bambusés (30 à 50 cm) ;
  * marne grisâtre, quelques ossements (20 à 30 cm) ;
  * marne violacée et gris chamois, feutrage de débris coquilliers et de petits ossements brisés. Le lavage permet la récupération de nombreuses dents de micro-mammifères et autres (20 à 30 cm) ;

Source : MNHN, Paris

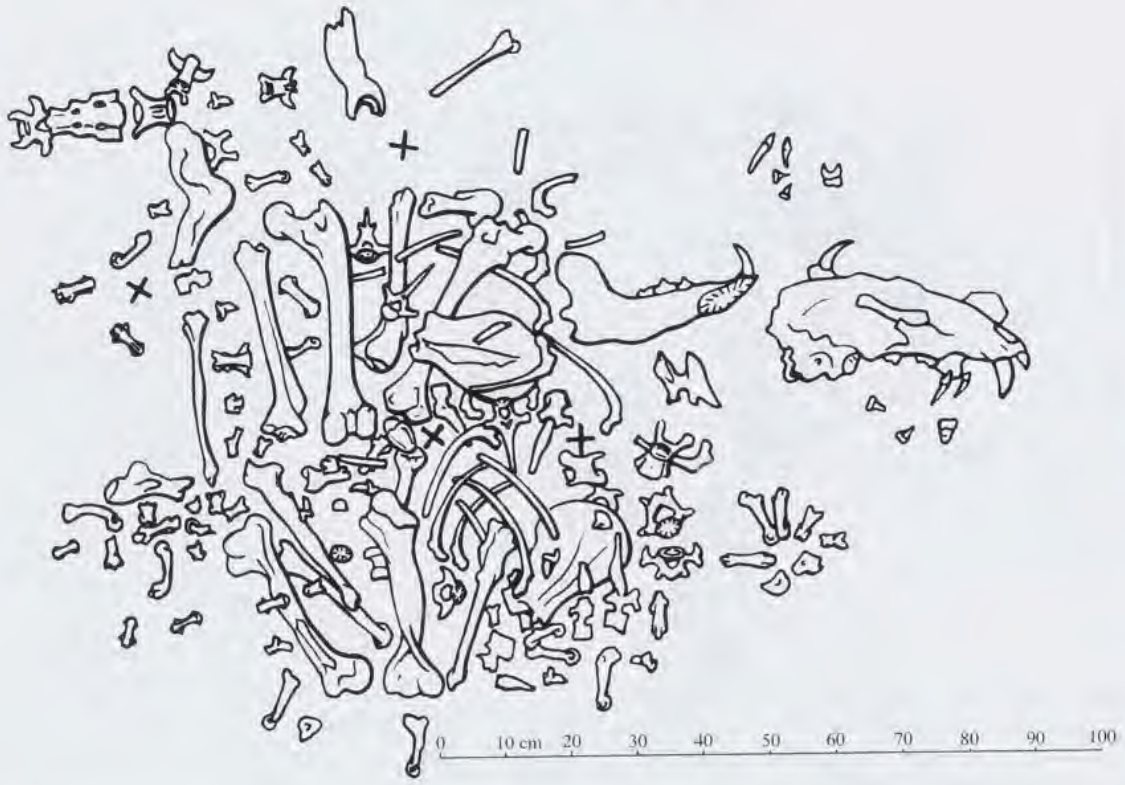


FIG. 4. — *Amphicyon major* (fouilles 1965). Squelette à peu près complet, abandonné à l'air, puis perturbé par un tourbillon au moment de la reprise du courant, puis enfoui sous les sédiments postérieurs.

FIG. 4. — Amphicyon major *(1965 digs). Skeleton almost complete, left in the open, then disturbed by eddys of a new current, to be finally buried by further sediment.*

* marne grise, coquilles, quelques gros ossements en nids dispersés (20 à 30 cm) ;
* lit noirâtre ligniteux (0,5 à 1 cm) ;
* marne grise, quelques fossiles (20 cm) ;
* marnes verdâtres et bleuâtres, avec grumeaux et même blocs calcaires disséminés, amas coquilliers et gros ossements irrégulièrement répartis (40 à 50 cm) ;
* marne verdâtre, quelques gros ossements disséminés (20 à 30 cm) ;
* couche rose coquillière (cf. couche violette) localement calcifiée, empâtant alors des ossements (1 à 4 cm) ;
* marne verte avec quelques rares débris d'ossements (10 à 15 cm).

— sous 236 m : calcaire marneux sans ossements et, jusqu'au bas de la colline, alternance de calcaire, de molasse et de marne. Quelques moules d'Hélicidés peuvent être récoltés.

Ces fouilles ont été menées tous les étés de 1963 à 1971, puis à nouveau en 1974, 1976 et 1977. Nous avons pu avoir le concours de nombreux étudiants et, à partir de 1971, d'étudiantes et celui du technicien du laboratoire de Géologie de l'Institut Catholique de Toulouse, J. VITO. Nous avons eu le bonheur de trouver dans la couche violette le squelette presque entier (159 os) du grand carnivore *Amphicyon major*. Les os avaient été seulement déplacés à l'intérieur d'un tourbillon (fig. 4 : BERGOUNIOUX & CROUZEL, 1966-1973). Nous avons récolté dans la même couche plusieurs tortues écrasées (BERGOUNIOUX & CROUZEL, 1965 ; CROUZEL, 1971) et des membres d'herbivores. Dans les marnes à blocs

Source : MNHN, Paris

FIG. 5. — *Eotragus sansaniensis* (fouilles 1968). Des prédateurs de taille moyenne ont emporté les pattes antérieures avant que le squelette ne s'enfonce dans le sédiment encore pâteux.

FIG. 5. — Eotragus sansaniensis *(1968 digs). Medium size predators removed the forelegs before the skeleton sank into the still mobile sediment.*

Source : MNHN, Paris

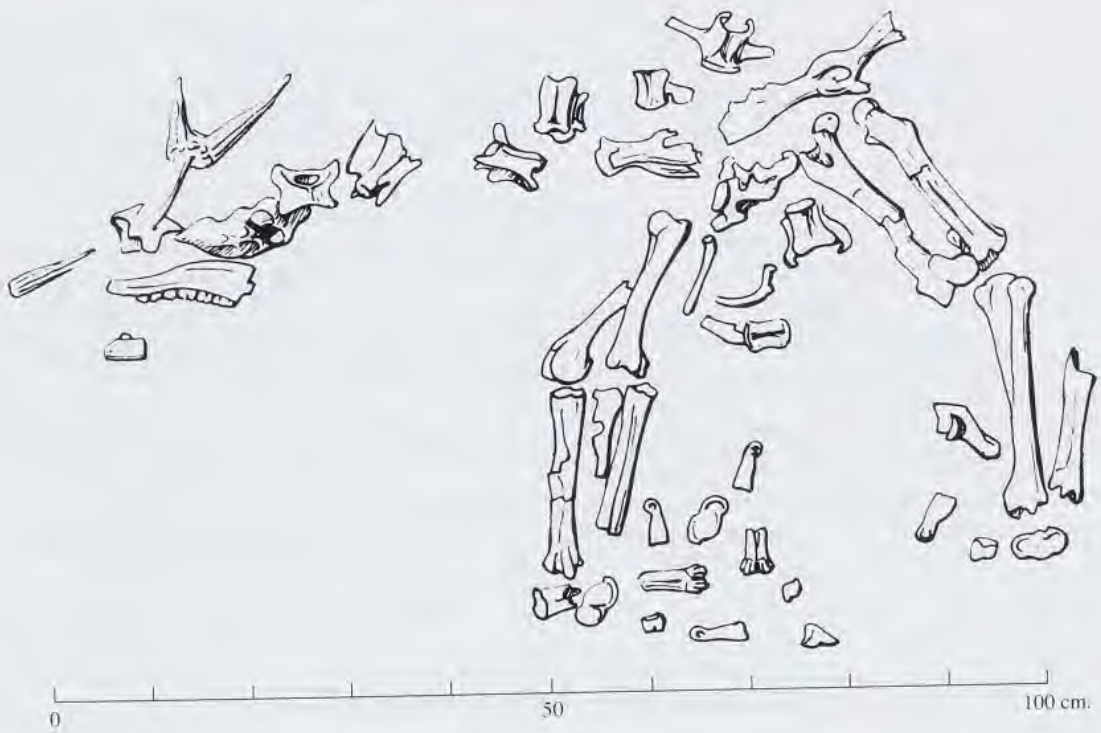


FIG. 6. — *Dicrocerus elegans* (fouilles 1969). Des prédateurs de petite taille ont attaqué le râble de la bête et emporté quelques vertèbres ; ils ont laissé sur place le crâne et les os longs.

FIG. 6. — Dicrocerus elegans *(1969 diggs). Small predators attacked the rump and saddle of the animal, removing a few vertebrae, leaving the skull and longer bones in place.*

et grumeaux calcaires gisaient, voisins, deux Rhinocérotidés : *Aceratherium tetradactylum* avec 103 os pour l'un et 33 pour l'autre ; un *Paleomeryx magnus* (33 os), une jambe et un pied de Proboscidien, des tortues écrasées. Tous ces animaux incomplets ont été la proie de petits carnivores et de charognards avant que les ossements restants s'enfoncent dans le marécage. Sur la couche rose calcifiée, ont été relevés une antilope, *Eotragus sansaniensis* (44 os, fig. 5), un cervidé, *Dicrocerus elegans* (34 os, fig. 6), une tête et une patte de l'équidé tridactyle *Anchitherium aurelianense*. On voit que, d'après cette répartition en gisement, les squelettes entiers ou partiels peuvent se trouver à n'importe quel niveau.

Tandis que les carnivores ont été mis à la disposition de GINSBURG, BAUDELOT (1964, 1965, 1967, 1968, 1972) étudiait la microfaune.

D'autre part, le Père BERGOUNIOUX et moi-même avons publié diverses études sur les *Pliopithecus antiquus* (1964 et 1965), les Mastodontes (1966), les Dinothères, les Suoïdés (1967) et des observations de sédimentologie, sur la disposition des squelettes conservés (CROUZEL, 1974), et un historique du gisement (CROUZEL, 1971). Des études sur les Rhinocérotidés (GINSBURG, 1974), les Cervidés (GINSBURG & AZANZA, 1991 ; GINSBURG & CROUZEL, 1976) et les Primates (GINSBURG & MEIN, 1980) complèteront encore la connaissance du gisement.

Après ces campagnes de fouilles, le site de Sansan a été abandonné par les fouilleurs scientifiques autorisés, de 1976 à 1990. Il a été alors visité par les clandestins. Les déblais restèrent sur place, n'importe où, de préférence au bord des trous. Le canal d'évacuation s'est trouvé bouché et la végétation sauvage reprit ses droits au milieu des eaux croupissantes.

Source : MNHN, Paris

En 1990, GINSBURG reprenait le projet lancé par LARTET vers 1870. Il s'agit d'une révision générale de la faune et de la flore de Sansan étudiées par de nombreux spécialistes. Pour GINSBURG, le premier acte consistait à reprendre contact avec le terrain et sa stratigraphie. En même temps, il envisageait des visites éducatives avec une présentation du gisement et de sa faune, grâce à la maison de Campané, restaurée simplement. Il pensait étudier aussi les moyens aptes à mettre le gîte de Sansan à l'abri de nouveaux pillages.

Des fouilles se sont donc déroulées, en juillet 1990, en deux quinzaines successives, avec changement d'équipe et l'aide de F. DURANTHON, directeur-adjoint du Muséum de Toulouse. Une vingtaine de jeunes participèrent à ces fouilles. Formés aux méthodes fines de l'archéologie par Mme LARRIEU-DULER de Lectoure et laissés sans chantier à la mort de cette dernière, ils participent depuis aux fouilles que F. DURANTHON organise dans le Gers. Le but de la fouille était aussi de montrer les gisements aux participants de la présente monographie. Y vinrent ceux qui purent : K. HEISSIG de Munich, J. v. DE MADE et P. SONDAAR d'Utrecht, J. MORALES de Madrid, H. ASTIBIA de Bilbao ainsi que Mme M. HUGUENEY, C. GUÉRIN, J.C. PLAZIAT, S. SEN et P. TASSY. Cette fouille permit la découverte, dans la couche verte sous-jacente aux couches violettes, des restes assez complets d'un squelette d'un petit *Pseudaelurus*. La zone fouillée, au nord de la bergerie, continuait l'attaque du front de taille des fouilles BERGOUNIOUX et CROUZEL. À la jointure des années 94-95, une autre étape commence pour l'histoire de Sansan.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARCHIAC, E. d', 1868. — *Paléontologie de la France*. Imprimerie Nationale, Paris, 726 p.

ARCHIVES DE LA BIBLIOTHÈQUE UNIVERSITAIRE DE TOULOUSE. — Papiers É. LARTET : M. 1990068, 2 vol.

BAUDELOT, S., 1964. — Description du *Cricetodon minus* de Sansan. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **99** : 195-204.

BAUDELOT, S., 1965. — Compléments à l'étude de la Faune des Rongeurs de Sansan : les Gliridés. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Sér. 7, **7** : 755-764.

BAUDELOT, S., 1967. — Sur quelques Soricidés (Insectivores) miocènes de Sansan (Gers). *Comptes Rendus sommaires de la Société Géologique de France* : 290-292.

BAUDELOT, S., 1968. — À propos des Talpidés (Insectivores) de Sansan. *Comptes Rendus sommaires de la Société Géologique de France* : 124-126.

BAUDELOT, S., 1972 — *Étude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers)*. Thèse Doctorat Université Paul Sabatier, Toulouse, n° 496, 363 p., 89 fig., 16 pl.

BERGOUNIOUX, F.M. & CROUZEL, F., 1964. — Les « Pliopithecus » de Sansan (Gers). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*. **258** : 3744-3746.

BERGOUNIOUX, F.M. & CROUZEL, F., 1965. — Les Chéloniens de Sansan. *Annales de Paléontologie*, **51** : 157-187, 18 fig.

BERGOUNIOUX, F.M. & CROUZEL, F., 1965. — Les Pliopithèques de France. *Annales de Paléontologie*, **52** : 1-23, 8 fig.

BERGOUNIOUX, F.M. & CROUZEL, F. 1966. — Données complémentaires sur les Mastodontes de Sansan. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 102 : 371-375, 1 fig.

BERGOUNIOUX, F.M. & CROUZEL, F., 1966. — Découverte d'un squelette d'*Amphicyon major* Blainville dans le Miocène moyen de Sansan (Gers). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **262** : 1015-1017, 1 pl.

BERGOUNIOUX, F.M. & CROUZEL, F., 1967. — Suoïdés de Sansan (Gers). *Annales de Paléontologie*, **53** : 3-24., 13 fig.

BERGOUNIOUX, F.M. & CROUZEL, F., 1973. — *Amphicyon major* du Miocène moyen de Sansan (Gers). *Annales de Paléontologie*, **59** : 27-52, 48 fig.

BOISSY (Saint-Ange de), 1839. — Helix larteti. Revue Zoologique de la Société cuvièrienne, Paris.

BOURGUIGNAT, J.R., 1857. — Du genre *Carichium*. *In* : *« Aménités malacologiques »*, II, Paris : **56**, pl. II, fig. 9-19.

BOURGUIGNAT, J.R., 1881. — *Histoire malacologique de la colline de Sansan*. Masson, Paris : 175 p., 8 pl.

CROUZEL, F., 1971. — Histoire du gisement paléontologique de Sansan (Helvétien moyen du Gers). *Bulletin de la Société des Archives Historiques, Littéraires et Scientifiques du Gers*, 72e année : 367-384, 2 fig.

CROUZEL, F., 1971. — Sur une *Testudo canetotiana* du gisement de Sansan (Gers). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **107** : 534-539, 1 fig.

Source : MNHN, Paris

CROUZEL, F., 1974. — Sur les squelettes entiers et les ensembles d'ossements trouvés à Sansan (Helvétien moyen du Gers). *Comptes Rendus du 96e Congrès des Sociétés Savantes, Toulouse*, **197** : 157-170, 5 fig.

DOLLFUS, G.F., 1915. — Étude sur la molasse d'Armagnac. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **15** : 335-402.

DUPUY, D., 1843. — Essai sur les Mollusques tertiaires et fluviatiles du Département du Gers : 95-105. Portes Auch et Loss, Paris.

DUPUY, D., 1850. — Description de quelques coquilles terrestres fossiles de Sansan. *Journal de Conchyologie*, **1** : 300-313.

DUVERNOY, G., 1854. — Charles Léopold Laurillard ; notice biographique. *Mémoires Société Emulation Montbéliard*, **1** : 61-76.

FILHOL, H. & GARRIGOU, E., 1863. — L'âge de la pierre dans les cavernes de la vallée de Tarascon (Ariège). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **57** : 839.

FILHOL, H., 1891. — Étude sur les Mammifères fossiles de Sansan. *Annales de la Société Géologique de France*, **21** : 305 p., 46 pl.

GINSBURG, L., 1961. — La faune des Carnivores miocènes de Sansan (Gers). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, N.S., **9** : 190 p., 360 fig., 20 pl.

GINSBURG, L., 1963. — Les Mammifères fossiles récoltés à Sansan au cours du XIXe s. *Bulletin de la Société Géologique de France*, S. 7, **5** : 1-15, 18 fig.

GINSBURG, L., 1974. — Les Rhinocérotidés du Miocène de Sansan (Gers). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, D, **278** : 597-600.

GINSBURG, L. & AZANZA, B., 1991. — Présence de bois chez les femelles du Cervidé miocène *Dicrocerus elegans* et remarques sur le problème de l'origine du dimorphisme sexuel sur les appendices frontaux des Cervidés. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **313**, sér. II : 121-126.

GINSBURG, L. & CROUZEL, F., 1976. — Contribution à la connaissance d'*Heteroprox larteti* (Filhol) Cervidé du Miocène européen. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 3e sér., **399** : 345-357.

GINSBURG, L. & MEIN, P., 1980. — *Crouzelia rhodanica*, nouvelle espèce de primate catarrhinien et essai sur la position systématique des Pliopithecidae. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4e sér., C, **2** : 75-89.

HÜRZELER, J., 1954. — Contribution à l'odontologie et à la phylogenèse du genre *Pliopithecus* Gervais. *Annales de Paléontologie*, **60** : 1-64.

LARTET, É., 1834. — Lettre à Geoffroy Saint Hilaire. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Séance 7 Avril 1834, III : 342-344.

LARTET, É., 1836. — Lettre à Mr. Michelin sur les premières fouilles de Sansan. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Séance 16 mai 1836, VII : 217-220.

LARTET, É., 1837. — Lettre à Mr. Desnoyers. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Séance 30 Janvier 1837, VIII : 92-96.

LARTET, É., 1837. — Sur les débris fossiles trouvés à Sansan et sur les animaux antédiluviens en général. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **5** : 158-159.

LARTET, É., 1838. — Observations sur les ruminants fossiles des terrains tertiaires sous-pyrénéens. Lettre de Lartet à Flourens. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **6** : 352-353.

LARTET, É., 1838. — Ossements fossiles du Gers. Extrait d'une lettre de Lartet à Flourens. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **6** : 655-656.

LARTET, É., 1839-1851. — Notice sur la colline de Sansan, suivie d'une récapitulation des diverses espèces d'animaux vertébrés fossiles, trouvés, soit à Sansan, soit dans d'autres gisements des terrains tertiaires miocènes dans le bassin sous-pyrénéen. Annuaire du département du Gers 1839 (réimpression en livret 1851) Portes, Auch, 45 pages.

LARTET, É., 1845. — Considérations géologiques et paléontologiques sur le dépôt lacustre de Sansan ; et sur les autres gisements fossiles appartenant à la même formation dans le département du Gers. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **20** : 316-319.

NEUVILLE, H., 1903. — Henri Filhol, Notice sur son œuvre scientifique. *Société Philomatique de Paris*, 9e sér., **5** (2) : 91-103.

NOULET, J.B., 1854. — *Mémoire sur les coquilles fossiles du terrain d'eau douce miocène dans le bassin sous-pyrénéen*. Masson, Paris : 57-122.

NOULET, J.B., 1858. — *Mémoire sur les coquilles fossiles des terrains d'eau douce du Sud-Ouest de la France*. Delboy, Toulouse, 2e édit. : 107-192.

PÉRÉ, A., 1972. — Édouard Lartet et le mouvement des Sciences naturelles et humaines au milieu du XIXe siècle. *Bulletin de la Société des Archives Historiques, Littéraires et Scientifiques du Gers*, 73e année : 80-110.

PÉRÉ, A., 1974. — Édouard Lartet, savant gersois et homme de cœur (1801-1871). *Comptes Rendus du 96e Congrès des Sociétés Savantes, Toulouse*, 1971, 1 : 161-172.

SANDBERGER, 1875. — Die Land — und Süsswasser Conchylien der Vorwelt-Binnen Mollusken der Süsswasserbildung von Sansan. Wiesbaden (1870-1875) : 541-550, Pl. 28-29.

VIRET, J., 1939. — Contribution à l'odontologie et à la philogenèse du genre *Pliopithecus* Gervais. *Annales de Paléontologie*, Masson, Paris, **40** : 1-50.

VIRET, J., 1958. — *In* : PIVETEAU, *Traité de Paléontologie, Perissodactyla*, **6** (2) : 368-375, 112 fig., 1 pl.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

2

Édouard Lartet et les affaires de Sansan

Norman CLERMONT

Département d'Anthropologie, Université de Montréal, Canada

RÉSUMÉ

Les circonstances de la vie d'Édouard LARTET relatives à Sansan sont relatées en détail, en particulier la découverte du site, les recherches sur le terrain, l'exploitation scientifique du matériel récolté, les correspondances avec le Muséum de Paris et les démêlés avec l'administration pour l'achat du terrain.

ABSTRACT

Édouard Lartet and Sansan affairs.

The circumstances of the life of Édouard LARTET relative to Sansan are related in detail. The main events are the discovery of the site, the fieldwork and subsequent scientific study of the material collected, the connections with the Paris Museum, and finally the contests with the central administration for the purchase of the land.

INTRODUCTION

Édouard LARTET n'a guère retenu l'attention des historiens des sciences. C'est un oubli qui ne surprend guère. Il s'accorde avec la personnalité de cet homme qui ne quêtait ni la reconnaissance, ni la priorité, ni la gloire. Il ne sollicita même pas le seul poste officiel qu'il occupa, tardivement, celui de professeur au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Il n'y donna d'ailleurs aucun cours, ne fit jamais de conférence et, durant toute sa vie, il n'écrivit aucun livre, se contentant de présenter moins de 500 pages d'articles divers, souvent laconiques, parfois anecdotiques, presque tous oubliés aujourd'hui.

Pourtant, pour ses contemporains, LARTET a incontestablement été un des meilleurs paléontologues de son époque, un des principaux responsables du développement de l'archéologie préhistorique,

CLERMONT, F., 2000. — Édouard Lartet et les affaires de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 29-38. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

une autorité dont on sollicitait régulièrement l'appui ou la collaboration en l'appelant « cher maître ». Pourquoi cette renommée fut-elle insuffisante pour l'inscrire dans l'histoire comme une figure déterminante et incontournable ?

Pour la simple raison qu'Édouard LARTET a surtout été une vedette de *l'actualité* scientifique. Il a été directement impliqué dans des découvertes momentanément décisives. Ses connaissances géologiques et ostéologiques, son habileté à faire des diagnostics résistants et son jugement taxonomique ont été valorisés dans les cercles les plus qualifiés. Sa disponibilité auprès des amateurs et des professionnels était extrêmement appréciée et son laboratoire, sur la rue Guy-de-la-Brosse, devenait à chaque mercredi, un lieu de formation informelle recherché par la communauté locale ou internationale des naturalistes. Quand il mourut en 1871, chacun perdit alors un collègue, un ami, un maître ou un guide, mais l'activité scientifique continuait. On lui devait sans doute une partie significative de l'intensité, de la qualité et même de l'orientation de la recherche en paléontologie des vertébrés et en archéologie préhistorique, mais divers seuils avaient aussi été franchis. Les élans pouvaient désormais continuer sans lui. L'actualité se nomma d'autres vedettes. On l'oublia. Pour ceux qui ne l'avaient pas connu, il n'en resta que ses trop rares articles et le capital scientifique sous-exploité provenant de ses découvertes.

C'est à ce capital scientifique qu'appartient le site de Sansan.

LARTET y consacra les plus belles années de sa vie. Il en révéla sommairement la valeur et les surprises. Il en préleva systématiquement un échantillon absolument unique. Il en présenta consciencieusement un catalogue détaillé. Il favorisa généreusement la poursuite par les autres des travaux qu'il y avait lui-même entrepris et, finalement, il en assuma patiemment la protection pour la postérité.

L'HOMME DE SANSAN

C'est un peu par hasard que LARTET devint l'homme de Sansan. Il avait alors 32 ou 33 ans. C'était un avocat célibataire qui avait pratiqué à Auch et qui venait d'installer un bureau de consultation juridique au « château » familial d'Ornézan où son père, Jean Hospice, écoulait ses derniers jours. Un client, qui avait payé sa consultation en lui offrant une molaire de mastodonte [1], avait involontairement déclenché chez cet homme de loi une passion nouvelle pour les choses du passé. Il se mit alors à parcourir les environs en amorçant son enquête sur les mondes révolus.

Il avait déjà repéré divers indices décousus quand un pâtre qui connaissait bien les collines de la région le conduisit à la crête de Sansan qui se trouvait à environ deux kilomètres du « château » d'Ornézan. Pour s'y rendre, il suffisait de suivre la D 929 actuelle en direction d'Auch, de traverser le Gers jusqu'à l'église paroissiale de Sansan et de monter le sentier de la colline qui menait alors sur la crête.

Au sommet du premier coteau se trouvait une ferme (« Lou Campané »), occupée par le sieur Dallas et, un peu en retrait, le sommet du second coteau. L'ensemble de cet espace définissait, pour les gens du pays, le « camp de los hossos ».

Il est difficile de savoir exactement quand cette découverte a eu lieu. En effet, MICHELIN signale à la Société géologique de France, le 16 mai 1836, que la découverte de Sansan aurait été postérieure à la lettre que LARTET écrivit à Étienne GEOFFROY SAINT-HILAIRE le 13 février 1834. De la même façon, dans sa notice sur la colline de Sansan, écrite en 1851, LARTET dit lui-même que « c'est vers la fin de l'année 1834 » que le « sieur Joseph Debats, berger, habitant du lieu » lui fit connaître ce site et qu'il se mit alors à y fouiller « jusqu'à la fin de l'hiver de 1835 », annonçant rapidement les premiers résultats de ses activités dans une « note publiée dans le Bulletin de la Société Géologique de la même année » [2]. Or, les deux notes préliminaires publiées par LARTET sont celles du 13 février 1834 [3] (lue le 7 avril 1834) et du « mois d'avril » 1836 [4] (lue le 16 mai 1836). Aucune ne date de 1835 et si la seconde se réfère explicitement au gisement de Sansan, nous croyons que la première s'y rapporte aussi.

Selon MICHELIN [5], cette première note « était relative à des ossements trouvés dans un terrain d'eau douce des environs de Simorre » mais c'est une erreur. En effet, si LARTET y dit bien que « les débris

Source : MNHN, Paris

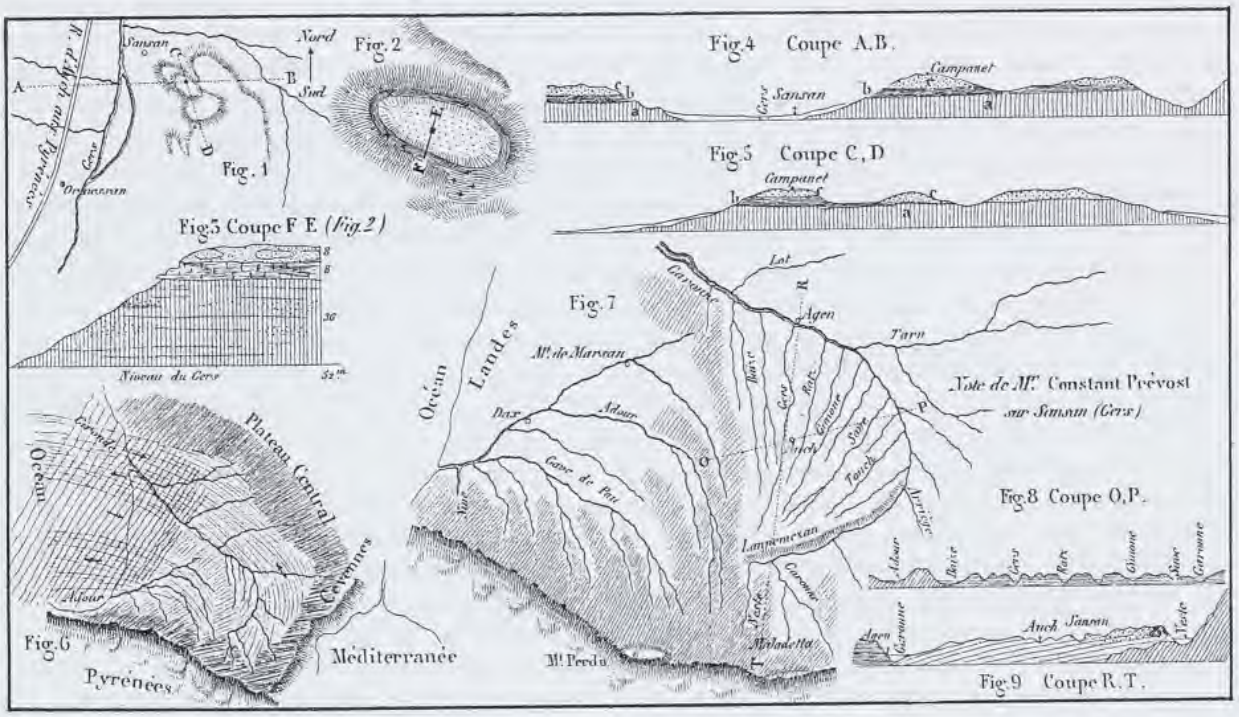


FIG. 1. — Situation géographique et coupe géologique du gisement de Sansan par Constant PRÉVOST (1846).

FIG. 1. — Geographic position and geological cross-section of Sansan diggings by Constant PRÉVOST (1846).

organiques fossiles ... sont très communs dans le département du Gers ... notamment aux environs de Simorre » où on les trouve « presque toujours ... encroûtés dans un sable fin », il ajoute aussitôt qu'il veut principalement entretenir son correspondant d'un « gisement très riche en ossements, mais très différent de ceux que j'avais observés jusqu'à ce moment ». Ce gisement se trouvait « à quatre lieues d'Auch, sur les hauteurs qui dominent le vallon du Gers ». Il avait « une étendue de cinq à six hectares » et se trouvait sur le versant de la rivière qui est opposé à celui où se trouve Ornézan. Les premières fouilles lui permirent alors d'y recueillir « les dents de plusieurs espèces de mammifères, tant carnassiers que pachydermes et ruminants ». Or Simorre est à 32 kilomètres d'Auch, dans la vallée de la Gimone, et les fossiles que LARTET signale à GEOFFROY SAINT-HILAIRE ne sont justement pas découverts dans le sable fin.

S'il s'agit bien de Sansan, alors la découverte remonte à la fin de 1833 et est signalée au début de 1834. Par la suite, le Muséum d'Histoire Naturelle de Paris s'intéressera à l'affaire et H. DE BLAINVILLE contactera LARTET qui, bien avant la lettre à MICHELIN du mois d'avril 1836, lui enverra deux rapports de fouilles détaillés ainsi que divers échantillons [6]. En fait, dès le 30 mai 1835, les professeurs du Muséum sont déjà bien informés des travaux de LARTET car, à cette date, le directeur (A. de Jussieu), le secrétaire (Valenciennes) et le trésorier (Cordier) annoncent au préfet du Gers qu'ils ont mis à la disposition du fouilleur une somme de 200 francs « applicable aux divers frais qu'il pourra avoir à faire, soit pour se procurer les objets, soit pour nous les expédier. » [7] Ils entreprennent également des démarches [8] auprès du ministre Guizot de l'instruction publique qui, dès septembre 1835, réservera une somme de 1 000 francs « à titre d'indemnité au profit de monsieur Lartet ».

Il est donc certain qu'en l'année 1835 Édouard LARTET a déjà créé à Paris un intérêt considérable pour Sansan. C'est d'ailleurs pour cela que MICHELIN veut avoir des détails et qu'il sollicite LARTET qui lui écrit sa réponse en « avril » 1836.

Quelques semaines plus tard, dans une lettre du 24 juin 1836 [9], les professeurs administrateurs du Muséum (Chevreul, Ad. Brongniard et Cordier) signalent au préfet du Gers avoir reçu « l'étonnante

Source : MNHN, Paris

collection d'ossements fossiles que monsieur Lartet lui a fait parvenir dans trois envois successifs » et l'assurent « que jamais peut-être depuis que l'on s'occupe de l'étude des espèces animales de l'ancien monde, l'on avait découvert en France une localité plus intéressante que celle qui vient d'être explorée si utilement par monsieur Lartet ». Ils espèrent alors que le préfet pourra « appuyer la nouvelle demande de fonds que nous faisons au Ministre en sa faveur ». En somme, dès l'été de 1836, LARTET est déjà devenu l'homme de Sansan. C'est un point qui mérite d'être souligné car on a trop tendance à croire que cette popularité ne commencera qu'en 1837, après la publication célèbre du 16 janvier de cette année-là. L'année 1837 sera tout simplement celle de l'incrédulité, de la stupeur et de la consécration définitive.

Dans l'article du 16 janvier 1837 à l'Académie des Sciences [10], l'auteur présente brièvement quelques notes géologiques sur les terrains tertiaires du Gers, un court sommaire de la faune des « sables et grès d'eau douce tertiaires supérieurs de Simorre, Tournan, Lombez, et autres gisements analogues » ainsi que les principales originalités de « l'ensemble zoologique du dépôt lacustre de Sansan » avant d'arriver « enfin à une découverte toute récente, et d'une importance si actuelle, ce me semble, que c'est à cette occasion que je me suis décidé à communiquer ces détails à l'Académie.

Il s'agit d'une mâchoire inférieure avec sa dentition complète, se composant de quatre incisives, deux canines, quatre fausses molaires et six vraies molaires ; en tout seize dents en série continue ; c'est la formule dentaire de l'homme et de quelques singes ... C'est ... pêle-mêle avec des ossements de cerfs, d'anopolotherium, de palaeotherium, etc., que s'est trouvée cette mâchoire ».

Cette annonce frôle alors le scandale. Elle est immédiatement reprise et reproduite dans les Bulletins de la Société Géologique et dans les Annales des Sciences Naturelles. Dans une autre note à l'Académie, le 17 avril [11], il rapproche ce primate du gibbon, un anthropoïde. Les gens de la capitale sont sceptiques. Cuvier se retourne dans sa tombe. N'était-il pas bien entendu que les primates, comme l'espèce humaine, n'appartenaient qu'à une faune géologiquement récente ?

Étienne Geoffroy SAINT-HILAIRE applaudit [12] et pressent, dans cette découverte, le commencement d'« une ère nouvelle du savoir humanitaire ».

Pour sa part, l'Académie forme une commission (de Blainville, Duméril et Flourens) chargée de lui faire rapport sur les prétentions de LARTET. Comme l'écrit DE BLAINVILLE [13], « la singularité et l'intérêt d'une découverte aussi inattendue ... firent douter de la justesse des déterminations. On pouvait en effet supposer qu'un observateur, de quelque sagacité qu'il fût pourvu, ne possédant aucun élément matériel de comparaison, mais seulement des figures toujours plus ou moins incomplètes, avait pu se tromper ». La commission fit donc venir les documents à Paris pour analyse et, devant les faits, dut convenir de la justesse des vues de LARTET : « la découverte d'ossements fossiles ayant indubitablement appartenu à un singe, comme monsieur Lartet l'a parfaitement senti et démontré, et à une espèce qui a plus de rapports avec les gibbons ... qu'avec toute autre actuellement vivante, reste ... l'une des plus heureuses et des plus inattendues découvertes qui aient été faites en paléontologie dans ces derniers temps ».

Cette confirmation officielle et spectaculaire assura, si besoin en était encore, la réputation de LARTET et l'importance du site de Sansan. Il n'est donc pas étonnant que cette consécration se termina, le 29 avril 1838, par l'attribution à l'homme de Sansan de la médaille de chevalier de la Légion d'honneur.

LA CONNAISSANCE DE SANSAN

Dans un premier temps, LARTET apparaît comme l'heureux inventeur de Sansan et comme le fournisseur du Muséum qui couvre, directement ou par recommandation ministérielle, les frais d'exploitation du gisement ainsi que les frais d'expédition du matériel. N'allons cependant pas en conclure que le petit avocat gersois n'est alors qu'une truelle provinciale subventionnée par la capitale. C'est un homme de passion et un homme d'étude pour qui Sansan est un laboratoire privilégié. Tout ce qui est exhumé est

Source : MNHN, Paris

soigneusement analysé avant d'être expédié. Certes il a peu de moyens sur place et il n'a aucune formation spécifique en sciences naturelles mais il sait voir, il sait apprendre, il sait comprendre et il a un jugement exceptionnellement solide.

Au début, il s'excuse auprès de GEOFFROY SAINT-HILAIRE d'utiliser « quelques termes scientifiques, sans en connaître toute la portée », invoquant le fait que les « débris organiques fossiles » constituent pour lui « un sujet tout à fait étranger à mes études primaires » [14]. En avril 1836, il avertit également MICHELIN de se « tenir en garde contre mes appréciations hasardées, car je viens de faire une incursion dans une branche de connaissances où je suis très neuf » [15]. En fait, ces textes montrent qu'il connaît déjà les ouvrages les plus classiques, qu'il a une première maîtrise de l'odontologie comparée et qu'il se permet même de créer des taxons nouveaux.

De 1835 à 1839, LARTET enverra au Muséum au moins une douzaine de chargements d'os fossiles comprenant au moins une quinzaine de caisses (dont au moins deux caisses de sept quintaux). DE BLAINVILLE, en janvier 1837, parlera déjà d'os fossiles « envoyés en quantité véritablement extraordinaire, au Muséum d'Histoire naturelle ». Tout en annonçant qu'il « va très incessamment commencer la publication » de cette collection, « aidé par les excellents renseignements de monsieur Lartet », il souligne aussi que l'intérêt exceptionnel de Sansan vient de sa représentativité et du fait que, « dans une seule localité ... se trouvent réunis, entassés pêle-mêle, broyés, fracturés, comprimés, des ossements de presque tous les quadrupèdes trouvés épars dans le reste de la France, et provenant de genres de presque toutes les familles de Mammifères » [16]. C'est, en effet, l'assurance de la contemporanéité de ces genres et la garantie qu'ils donnent l'image relativement intégrale d'une formation faunique particulière qui suscitent autant d'intérêt. La connaissance de cette formation faunique permettra de la comparer à d'autres formations, plus anciennes ou plus récentes, d'en mesurer l'originalité et d'en questionner l'individualité.

Quand LARTET démontrera l'indiscutable présence de primates dans cette faune, alors tout le monde prendra conscience aussi que « nous avons à attendre des recherches ultérieures et plus étendues de monsieur Lartet, les moyens d'approcher de plus en plus de la résolution de la question de l'apparition de l'espèce humaine à la surface de la terre ; si en effet, dans une localité aussi favorable que le dépôt de Sansan, les fouilles ne mettent à découvert aucun ossement d'homme, ne sera-ce pas une forte présomption de plus qu'il n'existait pas à cette époque ? » [17].

En somme, Sansan a un intérêt monographique, comparatif et philosophique considérable.

C'est surtout au niveau monographique qu'il travaillera en essayant d'établir l'inventaire le plus complet des genres et espèces rencontrés. Les investissements qu'il fera à ce niveau concerneront, dans un premier temps, l'identification de la macrofaune des vertébrés. Il insistera alors particulièrement sur la distinction des proboscidiens, des rhinocéros et des « cerfs », sur un grand carnivore qu'il appellera *Amphicyon*, sur un « singulier animal » faisant probablement partie de « l'ordre des Édentés » qu'il appellera *Macrotherium* et sur le singe fossile qu'il appellera *Protopithecus*.

Il ne néglige pas pour autant les plus petites espèces et, dès avril 1837, il signalera la présence d'ossements d'oiseaux fossiles à Sansan et la découverte d'une chauve-souris et d'un « insectivore de la taille de nos musaraignes » [18]. En 1839, il mentionnera « des morceaux bien reconnaissables de quatre insectivores » [19] et, dans une autre lettre à l'Académie des sciences de la même année, il signalera l'envoi « des os de plusieurs oiseaux, la plupart de l'ordre des Passereaux, des os de diverses Tortues terrestres et d'eau douce, des vertèbres de petits sauriens, de la famille des Lézards, des vertèbres et des côtes d'une grande Couleuvre, des os de plusieurs Batraciens anoures ..., des vertèbres et des os longs de plusieurs Batraciens de la famille des Salamandres ... [et] enfin, quelques fruits fossiles parmi lesquels se trouve une de ces graines de chara (gyrogonite) qui sont si communes dans le bassin tertiaire de Paris, et que je viens seulement de rencontrer pour la première fois dans notre dépôt lacustre de Sansan » [20]. Dès 1836 il avait également étudié avec monsieur St-Ange de BOISSY « un grand nombre d'espèces de mollusques fluviatiles et terrestres [qui] se trouvent mêlés aux ossements » et ils y avaient reconnu « cyclostoma elegans, bulimus lubricus, trois lymnées ..., six hélices, ... une potamide ou mélanie ..., une ou deux espèces d'ancille, ... une testacelle, deux maillots et trois planorbes » [21].

Source : MNHN, Paris

Il est incontestable que LARTET avait alors sous la main la plus belle collection paléontologique de France, et peut-être d'Europe. Il n'en retient cependant pas l'exclusivité et, se contentant souvent d'un diagnostic taxonomique sommaire, il en laissa l'exploitation principale aux autres, surtout à DE BLAINVILLE. Il fit ses derniers envois au Muséum en 1838 et 1839, publiant alors ses dernières notes à l'Académie des Sciences [22] et dans l'Annuaire du département du Gers [23] avant de s'enfermer dans un long silence.

De 1839 à 1851, il ne publiera en effet qu'un seul article, d'ailleurs très bref, en 1845 [24]. Que fait-il durant ces douze années ? D'abord, il prend un congé sabbatique de deux ans (1839-1841). Il achète une nouvelle propriété (« La Bernisse ») aux portes de Seissan et à deux kilomètres au sud d'Ornézan. Il y fait des réparations nécessaires, y déménage ses pénates et, en 1840, quand le nid est prêt, il épouse Léonide Barrère qui lui donnera un fils en décembre de cette même année : Louis. Il devient donc propriétaire, époux et père. Ensuite, dans ses temps libres, il continue à faire de la paléontologie en procédant à de nouvelles excursions, en analysant ses collections et aussi, en développant une nouvelle méthode d'acquisition : la fouille chez soi !

Il continue d'abord à fouiller Sansan (1841-1847), accumulant ses fossiles à La Bernisse où ses « planchers fléchissent sous le poids des matériaux que j'ai entassés » [25]. Sa collection lui occasionne alors « un encombrement toujours croissant qui me prive d'une partie de mon habitation. » [26] De plus, en réponse à DE BLAINVILLE qui lui demande de porter une attention privilégiée aux petites espèces, LARTET prend en 1848 une décision tout à fait originale, celle de faire transporter dans « la chambre basse dont j'avais fait mon magasin ... trois tombereaux de terre de Sansan » [27] pour les y laver et trier. Il avait déjà pratiqué cette méthode sur le terrain puisqu'il l'annonce dans son article de 1845 mais, après les événements de 1845-1849 sur lesquels nous reviendrons, il crut préférable de continuer chez lui à fouiller la couche détritique compacte qui était pétrie de coquillages et de petits ossements. « Pour se les procurer, il faut, en premier lieu, faire sécher la masse détritique et la soumettre ensuite à plusieurs lavages et criblages successifs. On obtient ainsi un résidu de fragments coquilliers dans lequel il est alors facile de trier les débris osseux, pour si petits et si fragmentés qu'ils soient » [28]. Cette technique lui permit d'identifier près de soixante petites espèces distinctes dans les seules classes des mammifères et des reptiles. L'étude des oiseaux et des poissons est encore à faire [29].

En plus de ce travail minutieux, LARTET prépare à partir de 1846 un sommaire taxonomique de tout ce qui avait alors été trouvé à Sansan et dans les environs. Présentée en 1851 dans l'Annuaire du Département du Gers [30], cette « récapitulation » comme il l'appelle, sera sa dernière contribution significative à la connaissance de Sansan.

En plus de fouiller et d'étudier Sansan durant cette période, LARTET a loué aussi un terrain fossilifère à Villefranche d'Astarac. Il y a fait des fouilles en 1849, 1850 et 1851, y trouvant en particulier des restes de mastodontes et de rhinocéros qu'il dut encore emmagasiner à La Bernisse.

En somme, durant cette décennie qui ressemble officiellement à un répit dans la carrière de Lartet, ce dernier est encore très actif. Il profite de ces années pour devenir un meilleur paléontologue et un meilleur géologue. Il en profite aussi pour assurer l'avenir de Sansan.

LES ÉVÉNEMENTS DE 1845-1848

Après son congé sabbatique de 1839-1841, LARTET a repris les fouilles de Sansan « par suite d'engagements pris dans des prévisions qui ne se sont pas réalisées » [31]. N'ayant en effet reçu aucun dédommagement pour les frais alors encourus, il a entassé le produit de ses fouilles dans sa propriété. On peut facilement croire qu'il s'agissait d'une collection exceptionnelle, attirant la convoitise des spécialistes. Des démarches sont alors entreprises pour l'acquisition de ces données. Ces démarches sont de quatre ordres. Il y a d'abord une multiplication de visites à La Bernisse lors desquelles les spécialistes s'assurent de la grande valeur de la collection qui s'y trouve. Il y a ensuite l'article tactique de 1845 dans lequel

Source : MNHN, Paris

LARTET annonce publiquement qu'il a chez lui des secrets d'intérêt considérable, des données inédites et des documents essentiels à l'étude de la faune tertiaire. En conséquence de cette double assurance, deux démarches parallèles sont alors entreprises. Dans un premier temps, il y a un arrangement avec Lartet qui acceptera de vendre sa collection à l'état pour la « modique somme de 30 000 francs » [32]. Il en parle déjà comme d'une offre bien entendue dans une lettre du 2 juin 1845 [33] mais il indique aussi, dans une lettre du 2 novembre 1845 [34], que la ville de Toulouse est également intéressée à cette acquisition. Le 5 avril 1846 [35], il somme le Muséum de prendre un « engagement formel » à ce sujet car il souffre d'encombrement à La Bernisse. Tout ne sera cependant réglé qu'en mai 1848 et c'est à ce moment qu'il enverra d'une part sa collection à Paris et que, d'autre part, il fera venir chez lui quelques tombereaux de terre de Sansan pour un tamisage systématique.

Non seulement le Muséum tenait-il à acquérir la collection de LARTET, mais encore voulait-il s'approprier le site lui-même où LARTET n'avait, en réalité, fouillé qu'environ 5 % du volume. Le paléontologue avait signalé à LAURILLARD, en juin 1845 [36], que le propriétaire, qui ne permettait alors aucune fouille dans son champ, était maintenant « disposé à le vendre ». Dans les semaines qui suivirent, Constant PRÉVOST vint « par hasard » à Sansan et dans la région. En septembre 1845, il signa une promesse d'achat, valable pour un an, selon laquelle « l'état serait mis en possession, moyennant 5 500 francs, de la maison sise au sommet de la colline et de quatre hectares de terrain renfermant la presque totalité des couches à exploiter [37]. Bien sûr, les lenteurs administratives qui avaient retardé l'aboutissement des négociations pour l'achat de la collection vinrent aussi affecter celles de l'achat du terrain. C'est LARTET qui servit alors d'intermédiaire et qui permit l'aboutissement de cette affaire, malgré de nombreuses tracasseries. Ce n'est qu'au début de juin 1849 que l'acte final fut enfin signé et ce n'est que le 13 juillet 1850 que le vendeur put toucher son argent ! [38]

À ce moment-là, LARTET était enfin débarassé de Sansan ... ou presque. En effet, il continuait toujours à lessiver et à tamiser sa terre, ce qu'il termina au début de décembre 1851, ayant alors devant lui un nombre considérable d'os qui restaient à étudier. Par ailleurs, le Muséum voulut reprendre les activités de fouille sur ce qui était maintenant devenu « son » terrain. C'est Charles-Léopold LAURILLARD qui devait le faire. Cet aide-anatomiste qui avait été pendant longtemps l'homme de confiance de Cuvier avait cependant 67 ans en 1850. C'était un vieil ami de Lartet et un de ses meilleurs contacts à Paris. Jusqu'à un certain point, c'est lui qui prépara le terrain qu'il devait faire en 1851, lui indiquant la disponibilité locale des ouvriers, le coût d'un fouilleur et d'un contremaître de chantier, le prix de la pension locale, les frais de matériel etc. Le 8 novembre 1850, il lui présente « un aperçu des dépenses d'une campagne de trois mois d'hiver pour fouiller à Sansan » [39]. C'est le tableau le plus illustratif que l'on puisse avoir des activités de terrain pour l'époque (tableau I). On sait que LAURILLARD fera la campagne de 1851 et celle de 1852 mais il mourut le 27 janvier 1853. A ce moment-là, LARTET était prêt pour de nouvelles aventures.

VERS UNE DEUXIÈME CARRIÈRE

En 1853, l'homme de Sansan a mis un point à 20 ans d'activités intenses et d'enquêtes assidues sur la faune tertiaire de sa région. Il ne lui en reste que quelques kilogrammes d'ossements minuscules qu'il veut aller étudier à Paris ainsi qu'un vague projet de monographie finale qui ne verra jamais le jour. Son tuteur, H. DE BLAINVILLE, est mort le 1er mai 1850. LAURILLARD est également décédé. Il a lui-même 52 ans. Il quitte le Gers et s'installe à Paris où il loue un petit laboratoire, rue Guy-de-la-Brosse. Il ne se doute probablement pas qu'une deuxième carrière l'y attend et que, après s'être fait une excellente réputation, il y acquérera la célébrité en tant que paléontologue du Quaternaire et surtout en tant que préhistorien.

Il serait hors de propos de retracer ici cette nouvelle aventure intellectuelle mais il est intéressant de voir comment ces nouveaux thèmes vont peu à peu retenir son attention.

Il est certain que la découverte du petit singe de Sansan avait dû susciter des interrogations légitimes. Il concluait d'ailleurs son article de 1837 en disant que « les types de certains genres ne sont

Source : MNHN, Paris

donc pas si nouveaux qu'on le pense généralement. Que sait-on si des observations ultérieures ne viendront pas tôt ou tard nous apprendre que cette nature ancienne, encore si peu connue, n'était ni moins complète, ni moins avancée dans l'échelle organique que celle où nous vivons ?... » [40]. Certes il n'avait pas trouvé d'indices de la présence humaine à Sansan mais « l'existence paléontologique de l'homme » était une « supposition [qui] n'a rien d'invraisemblable à mes yeux » [41] et, « de ce que les restes osseux de l'homme, ni les vestiges de son industrie ne se sont nulle part montrés dans ces formations anciennes, il ne faut pas se hâter d'en conclure qu'il n'existait pas » [42].

Dès 1845, il avait aussi raconté à LAURILLARD la découverte d'os humains dans les champs voisins, « mais ils ne sont point minéralisés comme les os fossiles que nous trouvons dans nos terrains calcaires » et il en déduisit, prudemment, qu'ils ne devaient pas remonter « plus loin que nos temps historiques » [43]. Cette observation ne l'excita guère. Il en fut cependant autrement d'une visite qu'il fit dans certaines cavernes des Pyrénées au début d'août 1849. Il y était allé en vacances avec sa femme et le jeune Louis. À leur retour, ils arrêtent une dizaine de jours à Bagnères-de-Bigorre où vivait un avocat-naturaliste de ses connaissances, monsieur Dubarry. Il en profite pour examiner des cavernes et des brèches osseuses. Il y reconnaît alors aisément deux faunes distinctes, « celle des temps actuels dont les débris adhèrent soit aux parois, soit à la stalagmite qui recouvre le plancher de la grotte, et celle qui a précédé dont les restes sont presque toujours recouverts par la croûte stalagmitique et quelquefois enfouis dans le limon que recouvre cette croûte... Celle de St-Pé a donné quelques débris d'espèces perdues et aussi des ossements humains. J'ai trouvé dans celle de l'Espugne un squelette humain en partie engagé dans la stalagmite et tout à côté des os de chien, de renard, de mouton, etc ». Ces observations ne le hantent guère, pas encore, mais « ce qui me dérange le plus, c'est de savoir *le pourquoi* il avait pris fantaisie à des rhinocéros ... de s'aller promener sur les pentes escarpées ... à 200 m au-dessus du niveau de la vallée de Campan ... ou *le comment* leurs ossements ont pu être transportés dans cette grotte » [44].

C'est également à partir de cette date que ses relations avec le docteur J.-B. NOULET, de Toulouse, s'intensifient. Il est chez ce dernier en mars 1850 et le Toulousain en profite pour lui montrer sa collection paléontologique du Quaternaire. Quelques semaines plus tard, c'est Noulet qui se trouve à La Bernisse pour les fêtes de Pâques. A l'automne de la même année, ils vont ensemble dans les grottes des Pyrénées et, en 1851, il identifie pour son ami la faune que ce dernier a également trouvée à Vénerque où NOULET a « rencontré un caillou dont la cassure anguleuse lui a paru avoir été faite de main d'homme. Il n'y a point de cailloux dans les environs. » [45]. En 1852, LARTET s'installe aussi au 16, rue Valade, à Toulouse. Il y passera plusieurs mois avant de déménager à Paris mais, quand il arrive dans la capitale, il est déjà sensibilisé au Quaternaire et au problème de la haute antiquité de l'espèce humaine.

CONCLUSION

Un peu avant de mourir, Jean-Hospice LARTET convoque sa famille au « château » familial d'Ornézan où il règle les problèmes de son héritage. Son fils Édouard, désormais à l'aise, quitte son bureau d'Auch et s'installe au château où il va se livrer à une passion nouvelle, la paléontologie. Il prend bientôt connaissance de l'existence du site de Sansan. Il surprend les spécialistes de la capitale et, en quelques années, il devient, pour tous, l'homme de Sansan.

Il y travaille pendant près de 20 ans, accumulant une collection exceptionnelle et développant une expertise qui lui vaudra la reconnaissance unanime de ses collègues. Quand, en 1856, Lyell veut présenter son nom à la Société Géologique de Londres, Falconer appuie cette initiative et lui écrit que « Mr Lartet is a highly distinguished, and accurate, philosophical paleontologist. He has probably done more real service to the science than any person in France excepting Cuvier and Laurillard » [46]. Il sera alors reçu à la Société en 1857.

À ce moment-là, LARTET est également sur le point de devenir une figure de savant populaire mais l'histoire de l'homme d'Aurignac ou de l'homme de la Dordogne appartient à un autre chapître [47].

Source : MNHN, Paris

NOTES

1. L'anecdote est racontée par son premier biographe P. FISCHER, 1872, Note sur les travaux scientifiques d'Édouard Lartet. *Bulletin de la Société Géologique de France*, t. 25, 2e sér. : 246-266.

2. LARTET, É., 1851. Notice sur la colline de Sansan. J.A. Portes, Auch, p. 3.

3. LARTET, É., 1834. Lettre à Geoffroy Saint-Hilaire. *Bulletin de la Société Géologique de France*, tome IV : 342-344.

4. LARTET, É., 1836. Lettre à Michelin, *Bulletin de la Société Géologique de France*, tome VII : 217-220. C'est en introduisant la publication d'un extrait de cette lettre que Michelin fait cette affirmation. Dans cette lettre, Lartet écrit : « Vous désirez quelques renseignements sur mes découvertes récentes ? Vous donner des détails serait trop long et j'en ai déjà adressé deux fois à monsieur de Blainville ».

5. Voir note 4.

6. Voir note 4.

7. Lettre de Jussieu, Cordier et Valenciennes au préfet du Gers, 30 mai 1835. Archives départementales du Gers.

8. Lettre de Jussieu, Cordier et Valenciennes au préfet du Gers, 14 septembre 1835. Archives départementales du Gers.

9. Lettre de Chevreul, Cordier et Brongniard au préfet du Gers, 24 juin 1836. Archives départementales du Gers.

10. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E., 1837. Sur la singularité et la haute portée en philosophie naturelle de l'existence d'une espèce de singe trouvée à l'état de fossile dans le midi de la France. *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, vol. 5, N° 2 : 35-42.

11. LARTET, É., 1837. Nouvelles observations sur les ossements fossiles trouvés dans le département du Gers. *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, vol. 4 : 583.

12. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E., 1837. Sur la singularité et la haute portée en philosophie naturelle de l'existence d'une espèce de singe trouvée à l'état de fossile dans le midi de la France. *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, vol. 5, N° 2 : 35-42.

13. Le rapport de la commission fut présenté par de Blainville, en 1837, « Rapport sur la découverte de plusieurs ossements fossiles de quadrumanes, dans le dépôt tertiaire de Sansan, près d'Auch, par M. Lartet » *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, vol. 4 : 981-998.

14. Voir note 3.

15. Voir note 4.

16. Après la lecture du mémoire de Lartet (note 8), de Blainville avait présenté à l'Académie un échantillon de la collection Lartet et c'est à cette occasion qu'il fait les remarques citées ici.

17. Cet extrait a été tiré du rapport des commissaires Duméril, Flourens et de Blainville « Sur l'importance des résultats obtenus par monsieur Lartet dans les fouilles qu'il a entreprises pour rechercher des ossements fossiles ; Rapport fait en réponse aux questions adressées à ce sujet à l'Académie par monsieur le Ministre de l'Instruction publique ». Il parut dans les *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, 1838, vol. 7 : 100-106. Le ministre avait fait cette demande le 2 juillet précédent, voir *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, 1838, vol. 7 : 17.

18. C'était dans la lettre où il annonçait également le rapprochement du singe de Sansan avec le Gibbon : note 11.

19. LARTET, É., 1839, extrait d'une lettre adressée à Flourens, *in Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, vol. 8 : 841.

20. LARTET, É., 1839, extrait d'une autre lettre adressée à Flourens, *in Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, vol. 9 : 166.

21. Voir note 4.

22. LARTET É., 1839. Lettre de Monsieur Lartet à Monsieur Flourens, au sujet d'un nouvel envoi fait au Muséum, d'une quantité notable d'ossements fossiles des terrains tertiaires des environs d'Auch. *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, 8 : 498-499.

23. LARTET É., 1839. Notice présentant quelques aperçus géologiques dans le département du Gers. D'abord parue dans l'*Annuaire du Département du Gers pour 1839*, cette notice, écrite en décembre 1838, fut rééditée chez J.A. Portes, à Auch, sous forme de brochure en 1851.

24. LARTET É., 1845. Considérations géologiques et paléontologiques sur le dépôt lacustre de Sansan et sur les autres gisements de fossiles appartenant à la même formation, dans le département du Gers, etc. *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris*, 20 : 316-320.

25. Lettre à Laurillard, 6 mai 1844. Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

26. Lettre à Laurillard, 5 avril 1846. Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

27. Lettre à Laurillard, 20 octobre 1848. Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

28. LARTET, É., 1851. Notice sur la Colline de Sansan, d'abord parue dans l'*Annuaire du Département du Gers, année 1851* et rééditée en 1851 par J.A.Portes, à Auch, en même temps que la notice de 1839, note 23.

29. Voir note 28.

30. Voir note 28.

31. Voir note 24.

32. C'est ce qui est indiqué dans la liasse de documents colligés aux Archives départementales du Gers, à Auch dans le Dossier Édouard Lartet, série T.

33. Lettre à Laurillard, 2 juin 1845. Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

34. Lettre à Laurillard, 2 novembre 1845. Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

35. Lettre à Laurillard, 5 avril 1846. Muséum d'Histoire naturelle de Paris.

36. Voir note 33.

37. Voir note 34. Voir aussi l'article de C. Prévost, 1846, « Sur le gisement des fossiles de Sansan (Gers) », paru dans le *Bulletin de la Société Géologique de France* : 338-346. Il y écrit, en particulier : « La possession du terrain de la colline de Sansan est réellement le complément indispensable de la possession de la collection ; mais le terrain ne peut, en aucune manière, tenir lieu de celle-ci, dont la valeur scientifique est dès à présent inappréciable ».

Source : MNHN, Paris

38. Dans une lettre à Laurillard, 12 juillet 1850, Muséum d'Histoire naturelle de Paris, Lartet écrit : « Le vendeur de Sansan a enfin reçu son mandat ; c'est demain qu'il touche à son argent ».
39. Lettre à Laurillard, 8 novembre 1850, Muséum d'Histoire naturelle de Paris.
40. Voir note 11.
41. LARTET É., 1837. Sur les débris fossiles trouvés à Sansan, et sur les animaux antédiluviens en général. *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences, Paris, 5 : 158-159.*
42. Voir note 24.
43. Lettre à Laurillard, 16 avril 1845. Muséum d'Histoire naturelle de Paris.
44. Lettre à Laurillard, 19 août 1849, Muséum d'Histoire naturelle de Paris.
45. Lettre à Laurillard, 6 décembre 1851. Muséum d'Histoire naturelle de Paris.
46. Lettre de Falconer à Lyell, 29 décembre 1856, Collection privée monsieur et madame Laplane, d'Ornézan.
47. Nous tenons à remercier l'Université de Montréal qui nous a permis de suivre les pistes de Lartet à l'automne 1991 ainsi que monsieur PRÉNERON, madame DUFRÊCHOU, monsieur et madame LAPLANE qui ont facilité nos démarches et qui nous ont donné accès à des archives et à des lieux pertinents pour notre recherche. Un grand appui nous a également été donné par madame Renée MATTEAU.

Source : MNHN, Paris

3

Le cadre stratigraphique du site de Sansan

Léonard GINSBURG [1] *& Christian BULOT* [2]

[1] Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de Paléontologie, UMR 8569 du CNRS, 8, rue Buffon, F-75005 Paris

[2] La Guillebarderie, F-17810 Nieul-les-Saintes

RÉSUMÉ

Le gisement de Sansan est inclus dans la série continentale des molasses de l'Armagnac, déposées au pied des Pyrénées au Miocène. La stratigraphie détaillée de ces molasses a été établie par CROUZEL (1957) qui a défini 18 niveaux dont chacun a livré des fossiles. Plusieurs gisements célèbres datent ces niveaux. Dans le niveau 1 se trouve le gisement d'Estrepouy, caractéristique de la MN 3. Dans le niveau 3 se place le gisement de Pellecahus (MN 4a). Dans le niveau 4, les gisements de Bézian et de La Romieu « classique » sont caractéristiques de la MN 4b. Dans le niveau 7, les sites de Birosse et le Mouné à Castelnau-d'Arbieu appartiennent à la MN 5. Dans le niveau 9, le gisement de Sansan et celui, légèrement plus élevé, de Malartic à Simorre, sont déjà dans la MN 6. Au-dessus, le gisement de Rajégats à Simorre, dans le niveau 10, celui d'En Péjouan à Simorre dans le niveau 11 et ceux du Seignou à Tournan et de Villefranche d'Astarac dans le niveau 12 sont d'âge MN 7. Les niveaux 13, 14 et 15 sont très pauvres en fossiles. Dans le niveau 16 se trouve le célèbre gisement de Saint-Gaudens qui a livré, avec une petite faunule d'âge MN 7/8, le *Dryopithecus fontani*. Au-dessus, le niveau 17, avec le gisement de Montrejeau, date de la MN 8. Au-dessus encore, mais non numéroté par CROUZEL car séparé du précédent niveau par un important ravinement, se trouve l'ensemble des argiles et lignites d'Orignac qui ont livré une faune à *Hipparion* d'âge MN 9. Dans cette série, deux petites lèches marines sont venues, dans la partie septentrionale du département du Gers, permettre des équivalences avec la série stratigraphique classique (marine). C'est, dans le niveau 1, sous les sables d'Estrepouy, des marnes à *Ostrea aginensis*, datées par GOURINARD *et al.* (1987) à 19 MA, c'est-à-dire dans la partie moyenne du Burdigalien. Plus haut, des sables marins à *Crassostrea crassissima* recouvrent dans la région de Lectoure différentes assises continentales dont la plus récente est la masse de sables de Birosse et du Mouné à Castelnau-d'Arbieu (niveau 7). Ces sables marins, datés à 16 MA par MAGNÉ *et al.* (1985), correspondent à la transgression langhienne, qui a déposé plus au Nord, dans le bassin de la Loire, les faluns de Touraine et d'Anjou.

ABSTRACT

The stratigraphic context.

One of the interests of Sansan is that the fossiliferous layer is interbedded in the large series of the Molasses de l'Armagnac, which has yielded several famous sites for fossils. So the relative age of these different sites is known directly by the simple fact of their stratigraphic position. In the North of Gers Department, the molasses de l'Armagnac directly underly the « trilogie agenaise », which includes three important continental beds : at the basis, the « Calcaire blanc de l'Agenais » with the mammal sites of Paulhiac (Lot-et-Garonne), then the « molasses supérieures de l'Agenais » which are continental in the east and marine in the west of the basin ; above, is the « calcaire gris de l'Agenais » with the famous place of Laugnac (Lot-et-Garonne). The age of

GINSBURG, L. & BULOT, C., 2000. — Le cadre stratigraphique du site de Sansan *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 39-67. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

Paulhiac is MN 1 and the Laugnac one is MN 2b. The molasses de l'Armagnac consist of more than 300 m of continental sands and marls, interbedded with limestones. These limestones constitute the only hard elements in the molasses and form small clifs in the general soft landscape. So they are the the only guiding-mark for the stratigraphy. CROUZEL (1957) established a stratigraphical scale using these limestones beds. He divided the series into 17 levels, each beginning with a limestone. The name of every level is the limestone one. CROUZEL gave the exact place of the different mammal sites in the molasses series. So, in level 1 is Estrepouy (MN 3), in level 3 is Pellecahus (MN 4a), in level 4 are Bezian and La Romieu (MN 4b), in level 7 are Birosse and le Mouné at Castelnau-d'Arbieu (MN 5), in level 9 is Sansan (MN 6). Then Rajégats at Simorre, in level 10, and Tournan and Villefranche d'Astarac in level 12 belong to the MN 7. Above this, the series is poor in fossils. In level 16 is the famous place of Saint-Gaudens which yielded the anthropoid *Dryopithecus fontani* (MN 7/8). Level 17 is deeply divided up by a thin series of lignites and clays. These lignites yielded at Orignac a small fauna of MN 9 age, with a *Hipparion*. In addition, two small marine trangressions reached the area of Condom and Lectoure during the continental molasses deposit times. First, in level 1, between the basal limestone and the sand of Estrepouy are the marls with *Ostrea aginensis*. They contain foraminifera upon which GOURINARD *et al.* (1987) dated them to 19 MA (Middle Burdigalian). The transgression of « sables roux à *Crassostrea crassissima* » is younger, and underlies different younger levels from west to east, from level 2 to level 7. This marine deposit is dated as 16 MA and is synchronous with the marine Langhian transgression of the falun of Touraine in the Loire basin.

Les dépôts continentaux du Bassin d'Aquitaine forment une série continue et riche en gisements de mammifères du Lutétien moyen au Miocène supérieur. RICHARD, en 1948, en a répertorié 417. Depuis, une trentaine ont été découverts. Les dépôts sont essentiellement constitués de matériel détritique descendu des Pyrénées et qui comble le fond de la dépression aturienne, formée dès le Mésozoïque par l'ouverture du golfe de Gascogne. Ces sédiments détritiques (conglomérats, cailloutis, sables) sont alternés d'argiles, de marnes et de calcaires lacustres. Ces calcaires forment dans la topographie assez molle du bassin des barres dures qui donnent des reliefs plus accentués et servent de repères stratigraphiques. Des dépôts marins existent aussi dans la partie occidentale et nord-occidentale du bassin. Parfois intercalés entre des formations continentales, ils permettent des corrélations entre les deux domaines.

Pour l'ensemble de la série stratigraphique représentée, les géologues ont depuis longtemps établi la succession suivante, avec en regard de chaque étage un gisement de mammifères représentatifs :

Miocène	Tortonien	Saint-Gaudens (Haute-Garonne)
	Helvétien	Sansan (Gers)
	Burdigalien	La Romieu (Gers)
	Aquitanien	Laugnac (Lot-et-Garonne)
Oligocène	Stampien	La Milloque (Lot-et-Garonne
	Sannoisien	Soumailles (Lot-et-Garonne)
Eocène	Ludien	Mas Saintes-Puelles (Aude)
	Bartonien	Lautrec (Tarn)
	Lutétien	Issel (Aude)

Le Miocène continental occupe tout le Gers et déborde au nord sur le Lot-et-Garonne, à l'est sur la Haute-Garonne et au sud sur les Hautes-Pyrénées. Les molasses, sédiments détritiques plus ou moins grossiers, résultat d'épandages fluviatiles, sont entrecoupées de calcaires qui représentent des épisodes ou des aires plus calmes de sédimentation. Bien qu'ils ne soient pas isochrones de l'une à l'autre extrémité du bassin, ils permettent de bonnes séparations entre les différents horizons de la stratigraphie locale.

Le Miocène débute par l'Agénien, qui correspond approximativement à l'Aquitanien. Il est constitué par la « trilogie agenaise », deux masses de calcaire lacustre séparées par un ensemble molassique : les marnes à *Ostrea aginensis*.

On a le tableau classique :

Agénien
- calcaire gris de l'Agenais — Laugnac
- marnes à *Ostrea aginensis*
- calcaire blanc de l'Agenais — Paulhiac

Source : MNHN, Paris

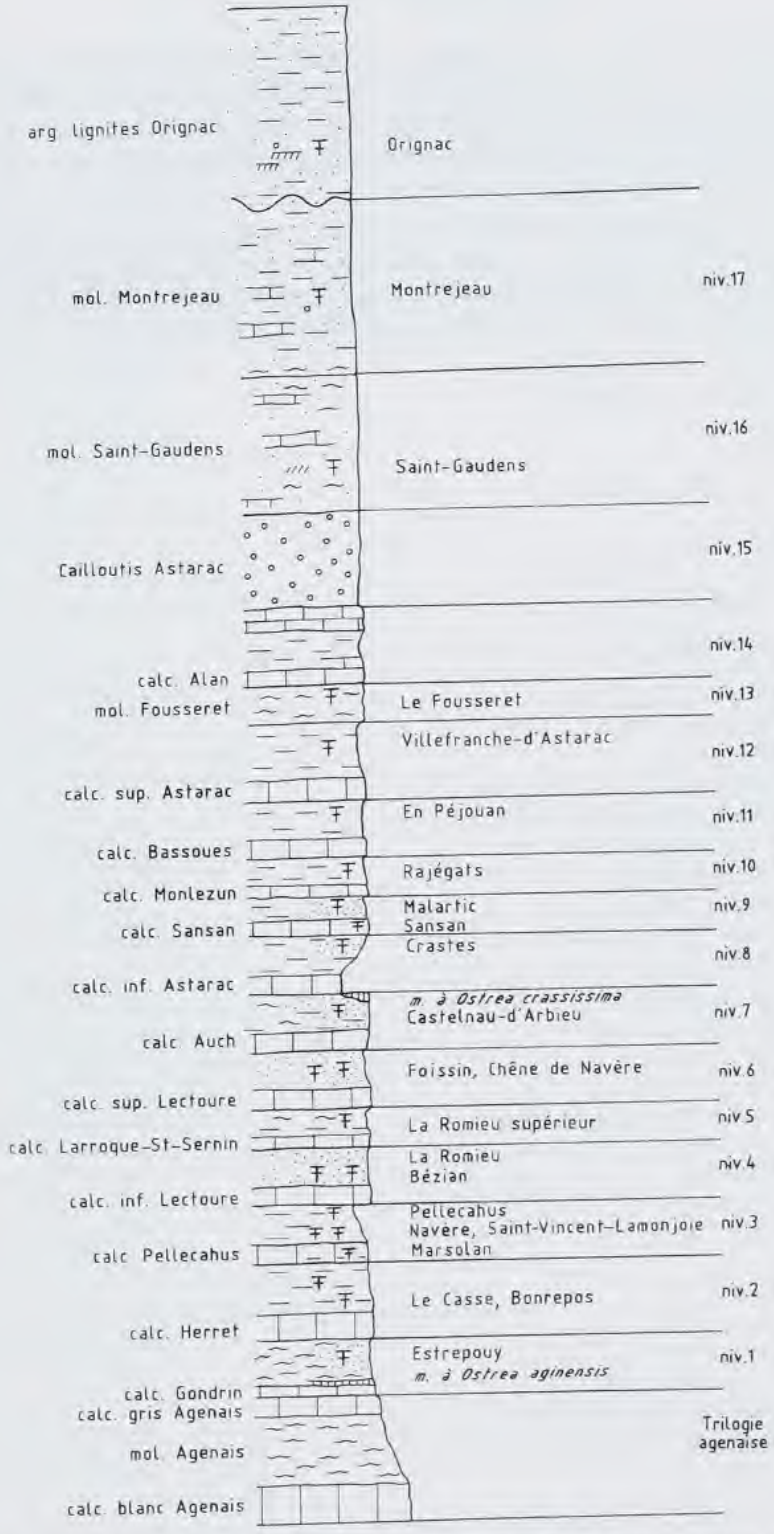


FIG. 1. — Coupe synthétique des molasses de l'Armagnac, avec indication des différents niveaux selon la nomenclature de CROUZEL, 1957 (légèrement modifiée).

FIG. 1. — Stratigraphic section of the molasses de l'Armagnac, according to CROUZEL nomenclature (1957) modified.

Source : MNHN, Paris

Les marnes intermédiaires sont marines et fossilifères jusqu'à une quinzaine de kilomètres à l'ouest d'Agen. Plus à l'est, elles passent à des molasses argileuses sans fossiles que l'on considère comme continentales. Au nord, dans le Quercy, elles passent à un calcaire lacustre qui se soude au calcaire blanc (RICHARD, *op. cit.*, p. 205). L'ensemble de ces trois formations fait place, vers le centre du bassin, à de monotones formations molassiques.

Le gisement de Paulhiac (Lot-et-Garonne) a été choisi comme gisement de référence pour la première zone de l'échelle biochronologique du Miocène européen (MEIN, 1975, 1990 ; FAHLBUSCH, 1976), la MN 1. Une liste complète, utilisant les travaux de DE BONIS (1973), HUGUENEY & RINGEADE (1990), a été donnée par DE BRUIJN *et al.* (1992). Cette liste est la suivante :

Amphiperatherium frequens (H. v. Meyer, 1846)
Amphechinus arvernensis (Blainville, 1839)
Paratalpa micheli Lavocat, 1951
Clapasorex bonisi Crochet, 1975
Mormopterus stehlini (Revilliod, 1920)
Myotis sp.
Piezodus tomerdingensis Tobien, 1975
Titanomys visenoviensis H. v. Meyer, 1843
Heteroxerus lavocati Hugueney, 1969
Heteroxerus paulhiacensis Black, 1966
Peridyromys murinus (Pomel, 1853)
Branssatoglis concavidens Hugueney, 1967
Branssatoglis fugax (Hugueney, 1967)
Glirudinus glirulus (Dehm, 1935)
Rhodanomys schlosseri Depéret & Douxami, 1902
Pseudotheridomys parvulus (Schlosser, 1884)
Plesiosminthus cf. *myarion* Schaub, 1930
Eucricetodon collatus (Schaub, 1925)
Cephalogale ginesticus Kuss, 1962
Cephalogale gracile ursinus (de Bonis, 1973)
Haplocyon elegans de Bonis, 1966
Haplocyon crucians (Filhol, 1879)
Haplocyonopsis crassidens de Bonis, 1973
Amphicyon cf. *astrei* Kuss, 1962
Ysengrinia tolosana (Noulet, 1876)
Amphicyoninae sp. *groupe lactorensis-castellanus*
Plesictis solidus de Bonis, 1973
Plesictis palustris Pomel, 1853
Plesictis cultellatus de Bonis, 1973
Plesictis sp. 1
Plesictis sp. 2
Proailurus lemanensis Filhol, 1879
Protapirus douvillei (Filhol, 1885)
Diceratherium pleuroceros (Duvernoy, 1852)
Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)
Mesaceratherium paulhiacensis (Richard, 1937)
Diaceratherium lemanense (Répelin, 1917)
Hyotherium major (Pomel, 1847)
Cainotherium geoffroyi (Pomel, 1853)
Dremotherium feignouxi Geoffroy, 1833
Amphitragulus cf. *lemanensis* Pomel, 1853
Pomelomeryx gracilis (Pomel, 1846)
Bedenomeryx paulhiacensis Jehenne, 1987
Oriomeryx major (Viret, 1929)

Source : MNHN, Paris

Les molasses intermédiaires n'ont livré que quelques pauvres restes de Mammifères sans grande signification, aux Gervais (Tarn-et-Garonne), cités par RICHARD (*op. cit.*).

Le calcaire gris de l'Agenais renferme par contre le très riche gisement de Laugnac, pris comme gisement de référence de la zone MN 2b. La dernière liste complète (DE BRUIJN *et al.*, *op. cit.*) a été légèrement modifiée par DE BONIS (1994). Elle se présente ainsi maintenant :

Amphiperatherium frequens (H. v. Meyer, 1846)
Proscapanus primitivus Hutchison, 1974
Carposorex sylviae Crochet, 1975
Myotis insignis (H. v. Meyer, 1845)
Titanomys visenoviensis H. v. Meyer, 1843
Prolagus cf. *vasconiensis* Viret, 1930
Steneofiber eseri (H. v. Meyer, 1838)
Peridyromys occitanus Baudelot & de Bonis, 1966
Prodyromys brailloni (Thaler, 1966)
Vasseuromys rugosus Baudelot & de Bonis, 1966
Glirudinus cf. *modestus* (Dehm, 1950)
Pseudotheridomys parvulus (Schlosser, 1884)
Eucricetodon aquitanus Baudelot & de Bonis, 1968
Melissiodon sp.
Haplocyon elegans de Bonis, 1966
Haplocyonoides mordax Hürzeler, 1940
Cynelos rugosidens (Schlosser, 1899)
Cynelos lemanensis (Pomel, 1846)
Amphicyon giganteus laugnacensis Ginsburg, 1989
Ysengrinia sp.
Plesictis aff. *solidus* de Bonis, 1973
Semigenetta laugnacensis (de Bonis, 1973)
Palaeogale minuta (Gervais, 1848-52)
Plesiogale angustifrons Pomel, 1853
Amphictis aginensis de Bonis, 1973
Plioviverrops collectus (de Bonis, 1973)
Proailurus lemanensis Filhol, 1879
Paratapirus intermedius (Filhol, 1885)
Diceratherium cf. *pleuroceros* (Duvernoy, 1852)
Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)
Plesiaceratherium aquitanicum (Répelin, 1917)
Diaceratherium aginense (Répelin, 1917)
Xenohyus venitor Ginsburg, 1980
Hyotherium major (Pomel, 1847)
Cainotherium geoffroyi Pomel, 1853
Cainotherium commune Bravard, 1828
Andegameryx laugnacensis Ginsburg & Morales, 1989
Dremotherium feignouxi nitiobrogensis Ginsburg & Morales, 1989
Pomelomeryx gracilis (Pomel, 1846)
Oriomeryx cf. *major* (Viret, 1929)

Au nord de la Garonne, le calcaire gris de l'Agenais s'étend largement et couronne les plateaux de l'Agenais et du Quercy. Au sud, il passe sous les molasses de l'Armagnac où on le trouve en affleurement dans les fonds de vallée jusque vers Auch.

Les molasses de l'Armagnac couvrent la totalité du département du Gers. CROUZEL (1957) en a établi une très fine stratigraphie. Il les a divisées en séquences sédimentologiques, débutant chacune par un horizon calcaire. Entre les calcaires se trouvent des molasses dont chacune est rattachée, dans sa nomenclature, au niveau calcaire sous-jacent. Cette nomenclature comprend 17 niveaux, dont chacun porte le nom du calcaire par lequel il débute (exception faite de quelques niveaux situés dans la partie

Source : MNHN, Paris

FIG. 2. — Coupe schématique des molasses de l'Armagnac de Gazempouy à Tournan. De Estrepouy à la Romieu, Marsolan, Lectoure et Castelnau-d'Arbieu (Birosse) : tracé sensiblement NW-SE. De Castelnau-d'Arbieu (Birosse) à Sansan : tracé sensiblement N-S. De Sansan à Tournan : tracé sensiblement NW-SE.

FIG. 2. — Schematic section of the molasses de l'Armagnac from Estrepouy to Tournan. Direction NW-SE from Estrepouy to Castelnau-d'Arbieu (Birosse) ; direction N-S from Castelnau-d'Arbieu (Birosse) to Sansan ; direction NW-SE from Sansan to Tournan.

0 + 1, calcaire gris de l'Agenais + calcaire de Gondrin ; **2**, calcaire de Herret ; **3**, calcaire de Pellecahus ; **4**, calcaire inférieur de Lectoure ; **5**, calcaire de Larroque-Saint-Sernin ; **6**, calcaire supérieur de Lectoure ; **7**, calcaire d'Auch ; **8**, calcaire inférieur de l'Astarac ; **9**, calcaire de Sansan ; **10**, calcaire de Monlezun ; **11**, calcaire de Bassoues ; **12**, calcaire supérieur de l'Astarac.

supérieure de la série, où il n'y a pas de dépôts calcaires). Les mammifères, retrouvés généralement dans des sédiments plus tendres, se trouvent dans la majorité des cas dans des sables ou des marnes déposés au-dessus du calcaire qui donne le nom à la séquence.

Afin de bien situer Sansan dans la stratigraphie locale, une coupe générale et simplifiée de l'ensemble des terrains molassiques du Gers de Condom à Lectoure, Lectoure à Sansan et Sansan à Simorre, est donnée. Coupe simplifiée car, pour chaque horizon, il y a des variations de faciès. Les calcaires lacustres en particulier ne sont pas continus horizontalement et les cartes paléogéographiques de CROUZEL montrent que les venues détritiques formaient de larges avenues entre les étendues lacustres. A l'inverse, certains secteurs montrent des séries de calcaire lacustre continues d'un niveau à l'autre, par absence de venues détritiques. Il a fallu toute la patience et l'esprit méthodique de CROUZEL pour démêler le labyrinthe des différents niveaux calcaires. Il n'a pas toujours été bien suivi et les cartes géologiques de CAVAILLÉ (50.000^{e} de Condom, Fleurance, Gimont et Lombez), en voulant simplifier la nomenclature, l'ont embrouillée et parfois trahie, en mélangeant des niveaux qui sont nettement différents, comme mettre par exemple le calcaire de Pellecahus au-dessus des marnes qui renferment la faune de mammifères dite de Pellecahus, ou en mettant en regard le niveau de Sansan et le niveau de Simorre. Pour plus de clarté, la numérotation donnée par CROUZEL sera respectée, en désignant à l'intérieur de chaque « niveau » les différents horizons par des lettres. On aura ainsi :

Niveau 0 — au nord immédiat de Condom, la vallée de la Baïse laisse voir la « trilogie agenaise » avec de bas en haut :

0a — calcaire blanc de l'Agenais
0b — molasse continentale
0c — calcaire gris de l'Agenais

Au-dessus débutent les molasses de l'Armagnac.

1a — Calcaire de Gondrin, qui semble reposer directement sur le calcaire gris de l'Agenais. A Gondrin même (CROUZEL, *op. cit.*, p. 55), il a une puissance d'une dizaine de mètres et est formé par un calcaire crayeux blanc à la base et un calcaire grumeleux blanc et jaune au sommet. Il peut se diviser en

Source : MNHN, Paris

deux horizons séparés par plusieurs mètres de marnes (entre Gondrin et Vic-Fezensac) (CROUZEL, p. 54). Il s'amenuise rapidement vers l'est où il n'est plus discernable — ou n'existe plus.

1b — Directement sur le calcaire de Gondrin ou sur le calcaire gris de l'Agenais, reposent dans le secteur d'Estrepouy des marnes à *Ostrea aginensis*. GOURINARD *et al.* (1987), par la méthode des grades-datations appliquée aux Miogypsines, les ont datées à 19 MA, ce qui correspond pour les mêmes auteurs à la fin du Burdigalien moyen de DEPÉRET.

1c — Ces marnes à *Ostrea* sont recouvertes par des marnes grumeleuses qui se retrouvent sur toute l'étendue du bassin au-dessus du calcaire gris (ou du calcaire de Gondrin). À Estrepouy, une lentille de sable a livré une faune de mammifères remarquable (ROMAN & VIRET, 1930 et 1934 ; BULOT, 1980 et 1989 ; HUGUENEY & RINGEADE, 1989) :

Amphiperatherium frequens (H. v. Meyer, 1846)
Galerix sp.
Erinaceidae indet.
Talpidae indet.
Plesiodimylus hurzeleri Müller, 1967
Soricidae sp. 1
Soricidae sp. 2
Myotis cf. *insignis* H. v. Meyer, 1846
Amphilagus ulmensis Tobien, 1974
Prolagus vasconiensis Viret, 1930
Lagopsis cadeoti Viret, 1930
Heteroxerus vireti Black, 1965
Freudenthalia daamsi Cuenca Bescos, 1988
Blackia miocenica Mein, 1970
Palaeosciurus sp.
Steneofiber sp.
Peridyromys occitanus Baudelot & de Bonis, 1966
Vasseuromys cf. *rugosus* Baudelot & de Bonis, 1966
Branssatoglis infralactorensis (Baudelot, 1970)
Branssatoglis concavidens Hugueney, 1967
Pseudodryomys simplicidens de Bruijn, 1966
Glirudinus modestus (Dehm, 1950)
Microdyromys koenigswaldi de Bruijn, 1966
Prodyromys brailloni (Thaler, 1966)
Pentabuenomys rhodanicus (Hugueney & Mein, 1968)
Heteromyoxus cf. *wetzleri* (Schlosser, 1884)
Pseudotheridomys aff. *parvulus* (Schlosser, 1884)
Ligerimys lophidens (Dehm, 1950)
Ligerimys antiquus Fahlbusch, 1970
Eucricetodon infralactorensis (Viret, 1930)
Pseudocricetodon sp.
Melissiodon dominans Dehm, 1950
Paleogale minuta (Gervais, 1859)
Semigenetta elegans Dehm, 1950
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)
Diaceratherium cf. *aurelianense* (Nouel, 1866)
Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin, 1900)
Xenohyus venitor Ginsburg, 1980
Cainotherium lintillae (Baudelot & Crouzel, 1974)
Lagomeryx parvulus (Roger, 1900)
Andegameryx andegaviensis Ginsburg, 1971
Oriomeryx willii Ginsburg, 1985
Procervulus praelucidus (Obergfell, 1957)

Source : MNHN, Paris

2a — Le calcaire de Herret, d'environ 8 m d'épaisseur.

2b — Sur le précédent calcaire reposent 8 à 20 m de marnes grumeleuses, souvent assez calcaires d'après CROUZEL (*op. cit.*, p. 62). Au Casse près de Marsolan, BULOT a trouvé dans les premiers mètres de cette formation un éclat caractéristique de dent de Mastodonte. C'est le plus ancien représentant du groupe dans le bassin d'Aquitaine (BULOT & GINSBURG, 1993). A Bonrepos-sur-Ausonnelle (Haute-Garonne) ont été trouvés *Brachyodus onoideus* et deux autres formes signalées par LARTET sous la dénomination de *Choerotherium nouleti* et *Castor sub-pyrenaicus* et qui pourraient correspondre à *Aureliachoerus aurelianensis* et *Steneofiber depereti*.

3a — Le calcaire de Pellecahus est un beau calcaire blanc, dur, parfois cendré, de 5 à 8 m d'épaisseur. À Marsolan, des bancs plus marneux ont livré dans la partie la plus inférieure de ce calcaire :

Heteroxerus vireti Black, 1965
Prolagus vasconiensis Viret, 1930
Lagopsis penai Royo, 1928
Pseudodryomys simplicidens de Bruijn, 1966
Ligerimys antiquus Fahlbusch, 1970
Eucricetodon infralactorensis (Viret, 1930)
Melissiodon dominans Dehm, 1950
Lagomeryx cf. *minimus* (Toula, 1884)
Diaceratherium aurelianensis (Nouel, 1866)
Zygolophodon turicensis (Schinz, 1825)

3b — Ravinant ce calcaire, des marnes, très sableuses à la base, plus calcaires au sommet, ont jusqu'à 5 m d'épaisseur. À la base, cette formation a livré à Navère la faune suivante (BULOT & GINSBURG, *op. cit.*) :

Lantanotherium lactorensis Baudelot & Crouzel, 1976
Amphilagus ulmensis Tobien, 1974
Prolagus vasconiensis Viret, 1930
Prolagus schnaitheimensis Tobien, 1975
Heteroxerus vireti Black, 1965
Pseudodryomys robustus de Bruijn, 1967
Pseudodryomys simplicidens de Bruijn, 1966
Prodyromys brailloni (Thaler, 1966)
Miodyromys biradiculus H. v. Meyer,
Glirudinus modestus (Dehm, 1950)
Microdyromys cf. *koenigswaldi* de Bruijn, 1966
Ligerimys antiquus Fahlbusch, 1970
Melissiodon dominans Dehm, 1950
Martes laevidens Dehm, 1950
Pseudaelurus turnauensis (Hoernes, 1882)
Gomphotherium sp.
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Diaceratherium aurelianensis (Nouel, 1866)
Brachyodus onoideus (Gervais, 1869)
Cainotherium sp.
Lagomeryx cf. *parvulus* (Roger, 1898)
Palaeomeryx garsonini Mayet, 1908
Amphitragulus sp.

Des sables équivalents situés légèrement plus haut ont livré à Saint-Vincent-de-Lamonjoie :

Prolagus vasconiensis Viret, 1930
Prolagus schnaitheimensis Tobien, 1975
Prolagus sp.
Heteroxerus vireti Black, 1965
Freudenthalia daamsi Cuenca Bescos, 1988

Source : MNHN, Paris

Palaeosciurus sp.
Pseudodryomys robustus de Bruijn, 1967
Pseudodryomys simplicidens de Bruijn, 1966
Prodyromys brailloni (Thaler, 1966)
Myomyinae indet.
Glirudinus modestus (Dehm, 1950)
Bransatoglis cadeoti Bulot, 1878
Ligerimys antiquus Fahlbusch, 1970
Ligerimys freudenthali Alvarez Sierra, 1987
Ligerimys lophidens (Dehm, 1950)
Ligerimys florancei Stehlin & Schaub, 1951
Melissiodon dominans Dehm, 1950
Palaeomeryx garsonini Mayet, 1908
Procervulus dichotomus (Gervais, 1859)

La partie sommitale de la formation a livré à Pellecahus la faune suivante :

Prolagus vasconiensis Viret, 1930
Prolagus sp.
Lagopsis penai Royo, 1928
Sciuropterinae indet.
Pseudodryomys ibericus de Bruijn, 1966
Miodyromys biradiculus Mayr, 1979
Glirudinus modestus (Dehm, 1950)
Ligerimys florancei Stehlin & Schaub, 1951
Megacricetodon aff. *bezianensis* (Bulot, 1980)
Democricetodon sp.
Fahlbuschia sp.
Melissiodon sp.
Sivanasua cf. *viverroides* (Schlosser, 1916)
Pseudarctos bavaricus Schlosser, 1899
Hemicyon stehlini Hürzeler, 1944
Martes burdigaliensis de Beaumont, 1974
Ischyrictis bezianensis Ginsburg & Bulot, 1982
Trochictis artenensis (Ginsburg, 1968)
Iberictis buloti Ginsburg & Morales, 1992
Palaeogale minuta (Gervais, 1859)
Semigenetta cf. *cadeoti* Roman & Viret, 1934
Pseudaelurus romieviensis Roman & Viret, 1934
Gomphotherium sp.
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Lartetotherium sansaniense (Lartet, 1851)
Albanohyus pigmaeus (Depéret, 1892)
Bunolistriodon lockharti (Pomel, 1848)
Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer, 1834
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Dorcatherium guntianum H. v. Meyer, 1834
Lagomeryx minimus (Toula, 1884)
Amphimoschus artenensis Mayet, 1908
Palaeomeryx cf. *kaupi* H. v. Meyer, 1834
Procervulus dichotomus (Gervais, 1859)

4a — Calcaire inférieur de Lectoure, atteignant jusqu'à 8 m d'épaisseur.

4b — Ravinant ces calcaires, 6 à 7 mètres de sables, débutant par un petit conglomérat, ont livré à Bézian (commune de La Romieu) une très riche faune (Ginsburg & Bulot 1982, 1984, 1987a, 1987b ; Heizmann, Ginsburg & Bulot 1980). La liste est actuellement la suivante :

Source : MNHN, Paris

Prolagus oeningensis (Koenig, 1825)
Lagopsis penai Royo, 1928
Heteroxerus rubricati Crusafont, Villalta & Truyols, 1958
Spermophilinus besana Cuenca Bescos, 1988
Palaeosciurus aff. *fissurae* (Dehm, 1950)
Miopetaurista sp.
Albanensia sp.
Steneofiber depereti carnutense Ginsburg, 1971
Miodyromys biradiculus Mayr, 1979
Pseudodryomys ibericus de Bruijn, 1966
Glirudinus undosus Mayr, 1979
Glirudinus modestus (Dehm, 1950)
Microdyromys koenigswaldi de Bruijn, 1966
Bransatoglis cadeoti Bulot, 1978
Ligerimys florancei Stehlin & Schaub, 1951
Melissiodon sp.
Megacricetodon bezianensis (Bulot, 1980)
Megacricetodon ? primitivus ou cf. *collongensis*
Democricetodon gracilis Fahlbusch, 1964
Democricetodon romievensis (Freudenthal, 1963)
Democricetodon mutilus (Fahlbusch, 1964)
Eumyarion latior (Schaub & Zapfe, 1953)
Eumyarion bifidus (Fahlbusch, 1964)
Neocometes similis Fahlbusch, 1966
Megamphicyon giganteus (Schinz, 1825)
Pseudocyon sansaniensis Lartet, 1851
Hemicyon stehlini Hürzeler, 1944
Palaeogale minuta (Gervais, 1859)
Martes sainjoni (Mayet, 1908)
Martes munki Roger, 1900
Ischyrictis bezianensis Ginsburg & Bulot, 1982
Trochictis cf. *carbonaria* H. v. Meyer, 1842
Semigenetta cadeoti Roman & Viret, 1934
Protictitherium gaillardi (Major, 1903)
Viverra modica Gaillard, 1899
Pseudaelurus romieviensis (Roman & Viret, 1934)
Pseudaelurus lorteti Gaillard, 1899
Pseudaelurus turnauensis (Hoernes, 1882)
Prosansanosmilus peregrinus Heizmann, Ginsburg & Bulot, 1980
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Archeobelodon filholi (Frick, 1926)
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Plesiaceratherium lumiarense (Antunes & Ginsburg, 1983)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)
Prosantorhinus germanicus (Wang, 1929)
Lartetotherium sansaniensis (Lartet, 1851)
Bunolistriodon lockharti (Pomel, 1848)
Taucanamo sansaniense (Lartet, 1851)
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Dorcatherium guntianum H. v. Meyer, 1847
Lagomeryx minimus (Toula, 1884)
Palaeomeryx kaupi H. v. Meyer, 1834
Stephanocemas elegantulus (Roger, 1904)
Procervulus dichotomus (Gervais, 1859)

La même assise de sables a livré, à environ 2 km plus à l'est et dans les mêmes conditions de ravinement du calcaire inférieur de Lectoure, le gisement à Mammifères de « La Romieu classique », ou

Source : MNHN, Paris

« La Romieu Soucaret », fouillé par DEPÉRET. La faune de La Romieu classique a été étudiée par ROMAN & VIRET (1930, 1934). La liste actualisée est la suivante :

Proscapanus sansaniensis (Lartet, 1851)
Trimylus sp.
Miosorex grivensis (Depéret, 1892)
Hipposideros collongensis (Depéret, 1892)
Myotis sp.
Prolagus oeningensis Koenig, 1825
Lagopsis penai Royo, 1928
Heteroxerus rubricati Crusafont, Villalta & Truyols, 1958
Spermophilinus besana Cuenca Bescos, 1988
Palaeosciurus cf. *fissurae* (Dehm, 1950)
Miopetaurista sp.
Blackia miocenica Mein, 1970
Steneofiber depereti carnutense Ginsburg, 1971
Peridyromys occitanus Baudelot & de Bonis, 1966
? Peridyromys aquatilis (de Bruijn & Moltzer, 1974)
Prodyromys brailloni (Thaler, 1966)
Miodyromys biradiculus Mayr, 1979
Pseudodryomys ibericus de Bruijn, 1966
Pseudodryomys simplicidens de Bruijn, 1966
Glirudinus modestus (Dehm, 1950)
Microdyromys koenigswaldi de Bruijn, 1966
Microdyromys sp.
Bransatoglis cadeoti Bulot, 1972
Ligerimys florancei Stehlin & Schaub, 1951
Megacricetodon cf. *collongensis* (Mein, 1958)
Megacricetodon bezianensis (Bulot, 1980)
Democricetodon romieviensis (Freudenthal, 1963)
Democricetodon gracilis Fahlbusch, 1964
Democricetodon mutilus (Fahlbusch, 1964)
Eumyarion latior (Schaub & Zapfe, 1953)
Melissiodon sp.
Megamphicyon giganteus (Schinz, 1825)
Pseudocyon sansaniensis Lartet, 1851
Pseudaelurus romieviensis (Roman & Viret, 1934)
Pseudaelurus turnauensis (Hoernes, 1882)
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Zygolophodon turicensis (Schinz, 1825)
Deinotherium cuvieri Kaup, 1832
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Plesiaceratherium lumiarense (Antunes & Ginsburg, 1983)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)
Prosantorhinus germanicus (Wang, 1929)
Lartetotherium sansaniensis (Lartet, 1851)
Aureliachoerus aurelianensis (Stehlin, 1900)
Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer, 1839
Bunolistriodon lockharti (Pomel, 1848)
Taucanamo sansaniense (Lartet, 1851)
Cainotherium sp.
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Lagomeryx parvulus (Roger, 1898)
Lagomeryx cf. *minimus* (Toula, 1884)
Paleomeryx kaupi H. v. Meyer, 1834
Procervulus dichotomus (Gervais, 1859)

Source : MNHN, Paris

5a — Calcaire de Larroque-Saint-Sernin. À la station éponyme, il s'agit d'un calcaire marneux atteignant 16 mètres d'épaisseur. Mais il est beaucoup plus mince ailleurs et peut même disparaître.

5b — Dans le secteur de La Romieu, le calcaire de Larroque-Saint-Sernin n'a pu être caractérisé mais la base du niveau 5b est reconnaissable au ravinement opéré sur les sables du 4b. Des marnes à éléments calcaires représentent la base du 5b et renferment le gisement dit « La Romieu supérieur » ou « La Romieu Labadie », dont la faune est la suivante :

Prolagus oeningensis (Koenig, 1825)
Lagopsis penai Royo, 1928
Heteroxerus rubricati Crusafont, Villalta & Truyols, 1958
Spermophilinus besana Cuenca Bescos, 1988
Miopetaurista sp.
Steneofiber depereti carnutense Ginsburg, 1971
Miodyromys biradiculus Mayr, 1979
Pseudodryomys ibericus de Bruijn, 1966
Microdyromys koenigswaldi de Bruijn, 1966
Microdyromys sp.
Glirudinus modestus (Dehm, 1950)
Ligerimys florancei Stehlin & Schaub, 1951
Melissiodon cf. *dominans* Dehm, 1950
Megacricetodon cf. *collongensis* (Mein, 1958)
Democricetodon romieviensis (Freudenthal, 1963)
Eumyarion latior (Schaub & Zapfe, 1953)
Protictitherium cf. *gaillardi* Major, 1903
Zygolophon turicensis (Schinz, 1825)
Albanohyus pigmeus (Depéret, 1892)
Cainotherium bavaricum Heizmann, 1983
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Dorcatherium guntianum H. v. Meyer, 1847
Procervulus dichotomus (Gervais, 1859)
Amphimoschus pontileviensis Bourgeois, 1873

6a — Calcaire supérieur de Lectoure. Ce calcaire, de 2 m d'épaisseur à Lectoure, dépasse 8 m d'épaisseur près d'Auch.

6b — Sables et molasses. L'ensemble 6a + 6 b occupe une épaisseur moyenne de 15 m. Près de Lectoure, les sables ont livré d'intéressants mammifères à Foissin-Sérido (à l'est), et au Chêne de Navère (à l'ouest).

La faune de Sérido (découverte par BULOT) est la suivante :

Proscapanus cf. *sansaniensis* (Lartet, 1851)
Prolagus oeningensis Koenig, 1825
Lagopsis penai Royo, 1928
Heteroxerus rubricati Crusafont, Villalta & Truyols, 1958
Paleosciurus aff. *fissurae* (Dehm, 1950)
Spermophilinus aff. *bredai* H. v. Meyer, 1848
Microdyromys koenigswaldi de Bruijn, 1966
Glirudinus minutus Wenyu Wu, 1993
? Prodyromys brailloni (Thaler, 1966)
Bransatoglis aff. *astaracensis* (Baudelot, 1970)
Bransatoglis cadeoti Bulot, 1978
Megacricetodon bezianensis Bulot, 1980
Megacricetodon aff. *collongensis* (Mein, 1958)
Democricetodon mutilus (Fahlbusch, 1964)
Democricetodon gracilis Fahlbusch, 1964
Democricetodon aff. *romieviensis* Freudenthal,

Source : MNHN, Paris

Eumyarion latior (Schaub & Zapfe, 1953)
Neocometes similis Fahlbusch, 1964
Plesiogale postfelina Dehm, 1950

Pour celle de Foissin, nous avons pu distinguer parmi le matériel décrit ou signalé par ROMAN & VIRET (1930-1934) les formes suivantes :

Steneofiber depereti carnutense Ginsburg, 1971
Semigenetta cadeoti Roman & Viret, 1934
Felidae indet. (petite taille)
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Bunolistriodon lockharti (Pomel, 1848)
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Palaeomeryx sp.
Procervulus dichotomus (Gervais, 1859)

La faune du Chêne de Navère (parfois nommée Navère II) est la suivante :

Prolagus vasconiensis-oeningensis
Prolagus oeningensis (Koenig, 1825)
Lagopsis penai Royo, 1928
Heteroxerus rubricati Crusafont, Villalta & Truyols, 1958
Palaeosciurus aff. *fissurae* (Dehm, 1950)
Spermophilinus bredai H. v. Meyer, 1848
Blackia miocaenica Mein, 1970
Bransatoglis cadeoti Bulot, 1978
Myoglis meini (de Bruijn, 1966)
Pseudodryomys ibericus de Bruijn, 1966
Megacricetodon bezianensis Bulot, 1980
Megacricetodon aff. *collongensis* (Mein, 1958)
Democricetodon gracilis Fahlbusch, 1964
Democricetodon mutilus (Fahlbusch, 1964)
Eumyarion latior (Schaub & Zapfe, 1953)
Eumyarion bifidus (Fahlbusch, 1964)
Sivanasua viverroides (Schlosser, 1916)
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer, 1839
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Procervulus dichotomus (Gervais, 1859)

Les niveaux 5 et 6 peuvent se fondre en un seul par disparition des lits molassiques séparant les calcaires. On le voit à Lectoure.

7a — Le calcaire d'Auch, de 3 à 5 mètres d'épaisseur.

7b — Molasse très sableuse, d'environ 4 mètres de puissance. À Castelnau-d'Arbieu, elle est représentée par des sables qui ont livré dans deux carrières voisines et de même altitude (le Mouné et Birosse) une riche faune de mammifères (BULOT, GINSBURG & TASSY, 1992). La liste faunique, corrigée, est la suivante :

Proscapanus sansaniensis (Lartet, 1951)
Prolagus oeningensis (Koenig, 1825)
Prolagus sp.
Lagopsis penai Royo, 1928
Amphilagus ulmensis Tobien, 1974
Heteroxerus rubricati Crusafont, Villalta & Truyols, 1958
Heteroxerus grivensis (Major, 1893)

Source : MNHN, Paris

Palaeosciurus aff. *fissurae* (Dehm, 1950)
Spermophilinus bredai H. v. Meyer, 1848
Albanensia aff. *sansaniensis* (Lartet, 1851)
Miopetaurista cf. *dehmi* de Bruijn, 1980
Miodyromys cf. *aegercii* Baudelot, 1972
Steneofiber depereti carnutense Ginsburg, 1971
Cricetodon meini Freudenthal, 1971
Cricetodon aureus Mein & Freudenthal, 1971
Lartetomys mirabilis Mein et Freudenthal, 1971
Megacricetodon aff. *collongensis-gersii*
Democricetodon romieviensis-crassus
Fahlbuschia koenigswaldi (Freudenthal, 1963)
Eumyarion latior (Schaub & Zapfe, 1953)
Eumyarion bifidus (Fahlbusch, 1961)
Amphicyon steinheimensis aff. *bohemicus* (Schlosser, 1899)
Megamphicyon giganteus (Schinz,1825)
Pseudarctos bavaricus pontignensis Ginsburg, 1992
Thaumastocyon bourgeoisi Stehlin & Helbing, 1925
Proputorius cf. *pusillus* (Viret, 1951)
Semigenetta cf. *repelini* Helbing, 1927
Protictitherium crassum (Filhol, 1881)
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Archaeobelodon filholi (Frick, 1932)
Deinotherium bavaricum H. v. Meyer, 1831
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Chalicotherium grande (Blainville, 1849)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1851)
Plesiaceratherium lumiarence (Antunes & Ginsburg, 1983)
Lartetotherium sansaniensis (Lartet, 1851)
Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer, 1839
Bunolistriodon lockharti (Pomel, 1848)
Taucanamo sansaniense (Lartet, 1851)
Cainotherium cf. *huerzeleri* Heizmann, 1983
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Dorcatherium guntianum H. v. Meyer, 1847
Lagomeryx parvulus (Roger, 1898)
Palaeomeryx lathanensis Ginsburg, 1985
Procervulus dichotomus (Gervais, 1859)
Dicrocerus elegans parviceros Ginsburg, 1967

Baudelot & Collier (1978) signalent en plus à Birosse :

Mionictis dubia (Blainville, 1841)
Pseudaelurus quadridentatus (Blainville, 1843)
Amphimoschus sp.

À la Condoue près du Mouné, dans la même formation sableuse mais dans un niveau plus élevé que celui de Birosse, les mêmes auteurs signalent une dizaine d'espèces dont une que nous n'avons pas retrouvée dans nos fouilles :

Pliopithecus cf. *piveteaui* Hurzeler, 1954

Source : MNHN, Paris

Curieusement, CROUZEL place les sables de Birosse et du Mouné dans son niveau 8 alors que, dans sa coupe (CROUZEL *op. cit.*, fig. 15), il place nettement ces sables au-dessus du calcaire d'Auch (niveau 7) et au-dessous du calcaire inférieur de l'Astarac (niveau 8).

7c — Au Mouné, les sables à mammifères sont ravinés (d'après CROUZEL, *op. cit.*, fig. 15) par des sables consolidés marins qui correspondent à l'ultime avancée vers l'est de la transgression marine du Langhien. On ne peut dire si cette formation passe au-dessus du niveau suivant (8a) ou lui est plus ancienne.

8a — Calcaire inférieur de l'Astarac. C'est un calcaire grumeleux blanc, tacheté de jaune, de 1 à 7 mètres d'épaisseur, souvent divisé en petits bancs calcaires alternés de marnes.

8b — Sables, marnes et molasses, de 5 à 10 mètres d'épaisseur. À Crastes, un niveau sableux reposant sur 5 mètres de marnes a livré la petite faune (BULOT *et al.*, 1986) suivante :

Galerix exilis (Blainville, 1839)
Proscapanus sansaniensis (Lartet, 1851)
Prolagus oeningensis (Koenig, 1825)
Lagopsis penai Royo, 1928
Heteroxerus cf. *grivensis* (Major, 1893)
Spermophilinus cf. *bredai* H. v. Meyer, 1848
Palaeosciurus cf. *fissurae* (Dehm, 1950)
Albanensia aff. *sansaniensis* (Lartet, 1851)
Steneofiber depereti carnutense Ginsburg, 1971
Megacricetodon collongensis-gersii
Cricetodon cf. *aureus* Mein & Freudenthal, 1971
Amphicyon sp. taille *major*
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Deinotherium sp.
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1851)
Aceratheriinae indet.
Cainotherium cf. *huerzeleri* Heizmann, 1983
Dorcatherium guntianum H. v. Meyer, 1847
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
? Lagomeryx parvulus (Roger, 1898)
Dicrocerus elegans parviceros Ginsburg, 1967

8c — Le niveau 8 se termine parfois par un horizon calcaire. L'ensemble du niveau 8 peut passer latéralement, et entièrement, à des molasses.

9a — Le niveau de Sansan débute par le « calcaire de Sansan » formé de deux bancs séparés par les marnes qui ont livré (dans le calcaire supérieur et les marnes réunis) la faune de Sansan, objet de ce mémoire.

L'étude des mammifères constitue le tome II de ce volume. Cependant, avec l'aide de B. ENGESSER pour les Insectivores, de P. MEIN pour les Chiroptères et les Sciuridae, de F. DURANTHON pour les Castoridés, de Mme M. HUGUENEY pour les Eomyidae, de la liste des autres rongeurs donnée par DE BRUIJN (*in* DE BRUIJN *et al.*, 1992), de P. TASSY pour les Elephantoidea et de K. HEISSIG pour les Rhinocerotidés, nous présenterons ici la liste suivante :

Miosorex desnoyersianus (Lartet, 1851)
Lartetium prevostianum (Lartet, 1851)
Paenelimnoecus crouzeli Baudelot, 1972
Blarinella robusta (Baudelot, 1967)
Dinosorex sansaniensis (Lartet, 1851)
Talpa minuta Blainville, 1840
Proscapanus sansaniensis (Lartet, 1851)
Proscapanus sp.
Mygalea antiqua (Pomel, 1848)

Source : MNHN, Paris

? Asthenoscapter meini Hutchison, 1974
Plesiodimylus chantrei Gaillard, 1899
Lanthanotherium sansaniense (Lartet, 1851)
Galerix exilis (Blainville, 1839)
Amphechinus ginsburgi Baudelot, 1872
Pliopithecus antiquus (Blainville, 1839)
Crouzelia auscitanensis (Bergounioux & Crouzel, 1965)
Pteropus nov. sp.
Myotis murinoides (Lartet, 1851)
Myotis elegans Baudelot, 1972
Eptesicus noctuloides (Lartet, 1851)
Eptesicus campanensis Baudelot, 1970
Prolagus oeningensis Koenig, 1925
Lagopsis verus (Hensel, 1856)
Albanensia sansaniensis (Lartet, 1851)
Blackia miocaenica Mein, 1970
Spermophilinus bredai H. v. Meyer, 1848
Heteroxerus cf. *grivensis* (Major, 1893)
Tamias sp.
Euroxenomys minutum sansaniense (Lartet, 1851)
Myoglis meini (de Bruijn, 1966)
Bransatoglis astaracensis Baudelot, 1970
Microdyromys complicatus de Bruijn, 1966
Glirulus aff. *lissiensis* Hugueney & Mein, 1965
Miodyromys aegercii Baudelot & Mein *in* Baudelot, 1972
Keramidomys carpathicus Schaub & Zapfe, 1953
Cricetodon sansaniensis Lartet, 1851
Democricetodon gaillardi (Schaub, 1925)
Democricetodon crassus Freudenthal, 1969
Megacricetodon minor (Lartet, 1851)
Megacricetodon gersii Aguilar, 1980
Eumyarion medium (Lartet, 1851)
Sivanasua cf. *viverroides* (Schlosser, 1916)
Amphicyon major Blainville, 1841
Pseudocyon sansaniensis Lartet, 1851
Pseudarctos bavaricus Schlosser, 1899
Hemicyon sansaniensis Lartet, 1851
Plithocyon armagnacensis Ginsburg, 1955
Proputorius sansaniensis Filhol, 1891
Viretius goeriachensis (Toula, 1884)
Martes sansaniensis (Lartet, 1851)
Martes filholi (Depéret, 1887)
Ischyrictis zibethoides (Blainville, 1841)
Lartetictis dubia (Blainville, 1841)
Taxodon sansaniensis Lartet, 1851
Sansanosmilus palmidens (Blainville, 1841)
Viverra (Viverrictis) modica Gaillard, 1899
Leptoplesictis aurelianensis Schlosser, 1888
Semigenetta sansaniensis (Lartet, 1851)
Pseudaelurus (Styrofelis) turnauensis (Hoernes, 1882)
Pseudaelurus (Miofelis) lorteti Gaillard, 1899
Pseudaelurus quadridentatus (Blainville, 1842)
Archeobelodon filholi (Frick, 1832)
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1917)
Zygolophodon turicensis (Schinz, 1824)
Deinotherium bavaricum H. v. Meyer, 1831
Chalicotherium grande (Blainville, 1840)

Source : MNHN, Paris

Hoploaceratherium tetradactylum (Lartet, 1837)
Alicornops simorrensis (Lartet *in* Laurillard, 1848)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)
Lartetotherium sansaniense (Lartet *in* Laurillard, 1848)
Listriodon splendens H. v. Meyer, 1846
Taucanamo sansaniense (Lartet, 1851)
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Micromeryx flourentianus Lartet, 1851
Palaeomeryx magnus (Lartet, 1861)
Dicrocerus elegans Lartet, 1851
Heteroprox larteti (Filhol, 1891)
Eotragus sansaniensis (Lartet, 1851)

Le calcaire inférieur est marneux et a 2,50 m de puissance, les marnes fossilifères ont 3 mètres d'épaisseur, le calcaire supérieur, très dur, très pur, a de 25 cm à 1 m de puissance.

Ce niveau 9a correspond, dans la fig. 1 de l'article sur la magnétostratigraphie de ce mémoire (art. 5, SEN & GINSBURG), à l'ensemble des niveaux de 1 à 9.

9b — Marnes jaunâtres – 5 mètres.

9c — Molasse plus gréseuse et conglomératique – 2 mètres.

9d — Sables : 4 mètres. Ce niveau a livré à Malartic (GINSBURG & TASSY, 1977a, b ; TASSY, 1977), près de Baillasbats (ou Baillasbatz), sur la commune de Simorre, la faune suivante :

Proscapanus sansaniensis (Lartet, 1851)
Steneofiber subpyrenaicus (Lartet, 1851)
Agnotherium grivensis (Viret, 1929)
Pseudocyon sansaniensis Lartet, 1851
Pseudarctos bavaricus bavaricus Schlosser, 1899
Semigenetta sansaniensis (Lartet, 1851)
Protictitherium gaillardi (Major, 1903)
Pseudaelurus quadridentatus (Blainville, 1843)
Pseudaelurus lorteti Gaillard, 1899
Zygolophodon turicensis (Schinz, 1825)
Anchitherium aurelianensis (Cuvier, 1812)
Chalicotherium (Macrotherium) grande (Blainville, 1849)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)
Alicornops simorrensis (Lartet, 1848)
Listriodon splendens H. v. Meyer, 1846
Conohyus simorrensis (Lartet, 1848)
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Micromeryx flourentianus var. petite taille Lartet, 1851
Palaeomeryx magnus (Lartet, 1851)
Heteroprox larteti (Filhol, 1890)
Dicrocerus elegans elegans Lartet, 1851
Eotragus sansaniensis (Lartet, 1851)

10a — Calcaire de Monlezun, 2 à 5 mètres d'épaisseur.

10b — Sables et marnes, 5 mètres. Ces sables ont livré sur la commune de Simorre, au lieu-dit Rajégats (ou Rajogats, ou Arrajogatz) la faune suivante :

Steneofiber pyrenaicus (Lartet, 1851)
Amphicyon major Blainville, 1841
Agnotherium grivensis (Viret, 1929)
Pseudarctos bavaricus bavaricus Schlosser, 1899
Hemicyon sansaniensis Lartet, 1851

Source : MNHN, Paris

Plithocyon armagnacensis Ginsburg, 1955
Ischyrictis zibethoides (Blainville, 1841)
Protictitherium gaillardi (Major, 1903)
Semigenetta sansaniensis (Lartet, 1851)
Zygolophodon turicensis (Schinz, 1825)
Deinotherium cf. *bavaricum* H. v. Meyer, 1831
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Chalicotherium (Macrotherium) grande (Blainville, 1849)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)
Hoploaceratherium tetradactylum (Lartet, 1837)
Alicornops simorrensis (Lartet, 1848)
Listriodon splendens H. v. Meyer, 1846
Conohyus simorrensis (Lartet, 1848)
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Palaeomeryx eminens H. v. Meyer, 1852
Heteroprox larteti (Filhol, 1890)

11a — Calcaire de Bassoues, de 4 à 6 mètres d'épaisseur.

11b — Molasses, épaisses de 10 à 15 mètres, contenant en son milieu un banc calcaire inconstant (CROUZEL, *op. cit.*). A Simorre, des argiles sableuses ont livré vers leur sommet, au lieu-dit En Péjouan, un gisement exceptionnellement riche en Mastodontes. Il a été découvert par C. DE MUIZON, fouillé par GINSBURG, DE MUIZON et TASSY, puis TASSY (GINSBURG, DE MUIZON & TASSY, 1975 ; GINSBURG & TASSY, 1977), la faune est la suivante :

Steneofiber subpyrenaicus (Lartet, 1851)
Euroxenomys minutus (H. v. Meyer, 1838)
Amphicyon major Blainville, 1841
Agnotherium grivense (Viret, 1929)
Hemicyon sansaniensis Lartet, 1851
Protictitherium gaillardi (Major, 1903)
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Archaeobelodon filholi (Frick, 1932)
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Chalicotherium (Macrotherium) grande (Blainville, 1849)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)
Alicornops simorrensis (Lartet, 1848)
Listriodon splendens H. v. Meyer, 1846
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Palaeomeryx sp.
Heteroprox larteti (Filhol, 1890)
Eotragus sansaniensis (Lartet, 1851)

12a — Le calcaire supérieur de l'Astarac, grumeleux, très marneux, souvent délité, souvent absent, mais pouvant atteindre 5 mètres d'épaisseur.

12b — Au-dessus reposent des molasses qui dépassent 10 mètres d'épaisseur et ont livré jadis une petite faunule au lieu-dit le Seignou à Tournan et à Villefranche-d'Astarac. Cette dernière est la suivante :

Steneofiber subpyrenaicus (Lartet, 1851)
Protictitherium gaillardi (Major, 1903)
Pseudaelurus cf. *turnauensis* (Hoernes, 1882)
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Zygolophodon turicensis (Schinz, 1825)
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)
Alicornops simorrensis (Lartet, 1848)
Listriodon splendens H. v. Meyer, 1846

Source : MNHN, Paris

Conohyus simorrensis (Lartet, 1848)
Palaeomeryx eminens H. v. Meyer, 1852

Dans le même niveau, GINSBURG et WELCOMME ont récemment trouvé à Coueilles (Haute-Garonne) :

Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)

13 — Les « molasses du Fousseret », principalement détritiques, ont une épaisseur de 10 mètres. A la ferme Belbèze (et non Betbèze) à l'Isle-en-Dodon, une petite fouille pratiquée avec P. TASSY nous a livré :

Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)

Au Fousseret, quelques pièces conservées au Muséum de Toulouse répondent aux déterminations suivantes :

Amphicyon major Blainville, 1841
Sansanosmilus palmidens (Blainville, 1841)
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Deinotherium giganteum Kaup, 1829
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Phillotillon fraasi (Koenigswald, 1932)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)
Alicornops simorrensis aff. *duratonense* (Alberdi, Ginsburg & Morales, 1981)
Conohyus simorrensis (Lartet, 1848)

14 — Niveau du calcaire d'Alan. Les faciès détritiques prédominent dans ce niveau. À Alan même, le niveau débute par le calcaire d'Alan (10 m d'épaisseur) et se poursuit par des calcaires grumeleux, suivis de molasses que couronne un autre calcaire. À Alan ont été retrouvés :

Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Zygolophodon turicensis (Schinz, 1825)

et à Hachan :

Deinotherium cf. *levius* Jourdan, 1861
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)

15 — Niveau des cailloutis de l'Astarac, qui peut atteindre 30 mètres d'épaisseur. À Castelnau-Picampeau ont été retrouvés :

Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Zygolophodon turicensis (Schinz, 1825)
Deinotherium levius-giganteum Kaup, 1829
Cervidae indet. taille *Dicrocerus elegans* Lartet, 1851

16 — Niveau de la molasse de Saint-Gaudens. Ce niveau est presqu'entièrement détritique et peut atteindre 40 mètres d'épaisseur. Il a livré à Saint-Gaudens :

Dryopithecus fontani Lartet, 1856
Deinotherium giganteum Kaup, 1829
Chalicotherium (Macrotherium) grande (Blainville, 1849)
Alicornops simorrensis duratonensis (Alberdi, Ginsburg & Morales, 1981)
Korynochoerus palaeochoerus (Kaup, 1833)
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Cervidae indet. taille *Heteroprox larteti* (Filhol, 1890)

Source : MNHN, Paris

et à Rieucazé :

Protagocerus chantrei Depéret, 1887

17 — Niveau de la molasse de Montrejeau. Ce niveau est maigrement représenté car presqu'entièrement démantelé par l'érosion. Les affleurements sont relégués au sud des autres niveaux, le long d'une ligne Saint-Gaudens — Saint-Laurent de Neste. Ce sont encore des marnes à galets et des calcaires. Le gisement le plus important est Montrejeau. La faune, dont je n'ai pu revoir tous les éléments, semble pouvoir être établie comme suit :

Palaeomys castoroides Kaup, 1832
Ursavus brevirhinus (Hofmann, 1888)
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Tetralophodon longirostris (Kaup, 1832)
Zygolophodon turicensis (Schinz, 1825)
Deinotherium cf. *giganteum* Kaup, 1829
Chalicotherium (Macrotherium) grande (Blainville, 1849)
Korynochoerus palaeochoerus (Kaup, 1833)
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Cervidae indet. taille *Dicrocerus elegans* Lartet, 1851

Après le dépôt des molasses de l'Armagnac, une reprise intense de l'érosion dans les Pyrénées centrales entraîne d'importants dépôts de piedmont qui comblent les hautes vallées et constituent des plateaux dont le plus célèbre est le plateau du Lannemezan. À Orignac, un cône détritique montre une cinquantaine de mètres d'argile ocre, souvent claire, sableuse, mêlée de galets et de lignites. Ces lignites ont livré une faune dont je n'ai revu que le dinothère, le tapir et le dorcathère. La liste peut s'établir ainsi, au moins provisoirement :

Palaeomys castoroides Kaup, 1832
Indarctos arctoides Depéret, 1928
Tetralophodon longirostris (Kaup, 1832)
Deinotherium giganteum Kaup, 1829
Hipparion sp.
Chalicotherium goldfussi Kaup, 1833
Tapirus priscus Kaup, 1833
Diceratherium schleiermacheri (Kaup, 1834)
Dorcatherium naui Kaup, 1839

Lacunes de sédimentation et ravinements intra-molassiques

La série que nous venons de décrire est idéale, comme nous l'avons déjà indiqué. Pour chaque niveau, Crouzel a bien montré, et illustré par des cartes paléogéographiques, que les venues détritiques rompent les étendues de calcaires lacustres comme des fleuves peuvent traverser des régions palustres ou des terres fermes. La figure 56 de Crouzel illustre bien ces états de faits.

De plus, et c'est l'objet de ce paragraphe, certains niveaux disparaissent complètement sur la bordure nord-ouest du bassin. En effet, dans la carrière de Béon à Montréal-du-Gers a été découvert (Crouzel, Duranthon & Ginsburg 1988) un gisement de mammifères dans une lentille d'argile interstratifiée dans une masse calcaire cartographiée (Crouzel *et al.*, 1965) comme calcaire de Herret (niveau 2). On pouvait donc s'attendre à y trouver une faune d'âge identique ou voisin de celle d'Estrepouy (MN 3). Or cette faune est la suivante :

Amphiperatherium frequens (H. v. Meyer, 1846)
Prolagus vasconiensis-oeningensis
Lagopsis penai Royo, 1928
Heteroxerus rubricati Crusafont, Villalta & Truyols, 1955

Source : MNHN, Paris

Spermophilinus cf. *bredai* H. v. Meyer, 1848
Miopetaurista sp.
Peridyromys occitanus Baudelot & de Bonis, 1966
Pseudodryomys ibericus de Bruijn, 1966
Miodyromys biradiculus Mayr, 1979
Glirudinus modestus (Dehm, 1950)
Ligerimys florancei Stehlin & Schaub, 1951
Megacricetodon sp.
Democricetodon sp.
Fahlbuschia sp.
Melissiodon sp.
Megamphicyon giganteus (Schinz, 1825)
Agnotherium grivense (Viret, 1929)
Hemicyon stehlini Hürzeler, 1944
Palaeogale minuta (Gervais, 1859)
Martes sainjoni Mayet, 1908
Iberictis buloti Ginsburg & Morales, 1992
Mustelidae indet. cf. *Proputorius sansaniensis* Filhol, 1890
Viverra (Viverrictis) modica Gaillard, 1899
Pseudaelurus turnauensis (Hoernes, 1882)
Pseudaelurus lorteti Gaillard, 1899
Prosansanosmilis peregrinus Heizmann, Ginsburg & Bulot, 1980
Gomphotherium indet.
Amebelodontidae indet.
Deinotherium cuvieri Kaup, 1832
Plesiaceratherium lumiarense (Antunes & Ginsburg, 1983)
Hispanotherium matricense (Lartet in Prado, 1864)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Procervulus dichotomus (Gervais, 1859)
Lagomeryx parvulus (Roger, 1898)
Lagomeryx minimus (Toula, 1884)
Palaeomeryx kaupi H. v. Meyer, 1834

La composition de cette faune s'apparente à celle de Pellecahus (MN 4a) et semble même peut-être un peu plus récente (présence de *Deinotherium*). L'abondance, la variabilité et l'excellente conservation du matériel ne permettent pas de douter des déterminations. On doit en conclure que si le calcaire inférieur de la carrière de Béon est le « calcaire de Herret » (niveau 2a), le calcaire supérieur de la même carrière correspond au « calcaire inférieur de Lectoure » (niveau 4a). Il y a donc absence des argiles qui recouvrent directement le calcaire de Herret (niveau 2 b), du « calcaire de Pellecahus » (niveau 3a) et de la majorité des sables et marnes immédiatement sus-jacentes (niveau 3b).

Âge des molasses de l'Armagnac

Pour dater la série des molasses de l'Armagnac, nous disposons d'une part de deux horizons marins transgressifs dans le domaine de ces séries continentales, d'autre part de l'équivalence par la composition des faunes de mammifères avec les gisements d'autres bassins.

Les marnes à Ostrea aginensis *d'Estrepouy*

Comme on l'a vu plus haut, au-dessus du calcaire gris de l'Agenais (+ calcaire de Gondrin) et sous les marnes qui supportent les sables à mammifères, existe à Estrepouy un niveau de marnes marines que Gourinard *et al.* (1987) ont daté à 19 MA. Cette date correspond à la fin du Burdigalien moyen de

Source : MNHN, Paris

DEPÉRET, selon les mêmes auteurs. Est-ce à dire que le gisement de Laugnac, qui se trouve vers le sommet du calcaire gris, soit burdigalien ?

On a vu que le terme moyen de la trilogie agenaise est une série molassique qui est marine à l'Est d'Agen. Ces « marnes à *Ostrea aginensis* » sont considérées traditionnellement comme passant latéralement aux grès de Bazas et sables du Bernachon et falun de Plantat en Bordelais, et sont placées dans l'Aquitanien moyen (cf. RICHARD, 1948, p. 229). Au-dessus, le falun de Larey, d'âge aquitanien supérieur, est toujours traditionnellement considéré comme équivalent des calcaires gris de l'Agenais (RICHARD, *op. cit.*), qui contiennent le gisement de Laugnac. Au-dessus, le falun de Peloua était considéré comme burdigalien, avec, comme équivalence latérale pour sa partie inférieure, les calcaires de Herret et les sables d'Estrepouy (RICHARD, p. 327).

Mais DROOGER (cf. GOURINARD *et al.*, 1987) a envisagé de placer les grès de Bazas dans le Burdigalien. TOBIEN (1970) en a conclu que la partie moyenne (marnes à *Ostrea aginensis*) de la trilogie agenaise était burdigalienne et donc les calcaires gris aussi. Et il pensa trouver confirmation de ce point de vue en ressortant la présence, signalé par TOURNOUER (1870) d'un *Anchitherium* à Laugnac. Cette présence est une scorie qu'il faudrait éradiquer une fois pour toutes de la littérature. Tout d'abord TOURNOUER n'a pas cité expressément *Anchitherium aurelianense* à Laugnac, mais seulement dans le « calcaire gris de l'Agenais », et suivi d'un point d'interrogation. Ensuite TOURNOUER, dans le même article, place l'espèce *radegondensis* dans le même genre *Anchitherium* alors qu'il s'agit d'un *Anchilophus*. On ne peut donc guère se fier à ces déterminations de TOURNOUER. Enfin, aucun des paléontologues qui ont fouillé à Laugnac (VASSEUR, DE BONIS) ne signale en avoir récolté, et RICHARD, qui a revu toutes les collections relatives aux mammifères de l'Aquitaine, n'en a pas non plus trouvé trace dans aucun musée, ni provenant de Laugnac, ni d'aucune autre localité du calcaire gris.

En fait, les grès de Bazas forment une épaisse série qui se trouve au-dessus des marnes à *Ostrea aginensis* de la trilogie agenaise et seuls seraient marins ses niveaux supérieurs, et bordelais (HUGUENEY & RINGEADE, 1989). Les marnes à *Ostrea aginensis* d'Estrepouy datées par GOURINARD à 19 MA ne sont pas les mêmes que celles de la partie moyenne de la trilogie agenaise. À Estrepouy, elles reposent sur des calcaires dont la partie inférieure seulement correspond au calcaire gris. Quel a été l'intervalle de temps qui sépare le dépôt des derniers bancs calcaires (calcaire de Gondrin ?) de la transgression marine ? On ne le sait pas exactement. En tous cas, il n'y a pas actuellement de raison péremptoire pour placer Laugnac dans le burdigalien et nous suivrons HUGUENEY & RINGEADE qui le maintiennent dans l'Aquitanien.

Au-dessus, le calcaire de Gondrin se trouve encore plus près de la limite Aquitanien-Burdigalien. Comme les marnes marines qui le recouvrent sont datées de la fin du Burdigalien moyen (d'après GOURINARD *et al.*, 1987), on peut placer assez raisonnablement, mais à titre seulement provisoire, le calcaire de Gondrin dans le Burdigalien.

Les marnes à Crassostrea crassissima

Après le Burdigalien, la mer a envahi le Bas-Armagnac jusqu'au-delà de Lectoure. Largement répandus à l'ouest de la Baïse, les affleurements sont beaucoup plus rares et disséminés à l'est, où ils se présentent sous forme de lambeaux isolés. Ce sont, surtout à l'ouest, des sables et sables marneux roux. A l'est affleurent souvent des marnes pétries de *Crassostrea crassissima*, alternant avec des sables roux. L'ensemble porte généralement le nom de « sables fauves » car ils ont été longtemps assimilés aux sables fauves de la Chalosse. Ils sont cependant d'âge bien différent et nous les nommerons, à la suite de MAGNÉ *et al.* (1985), « sables roux ». Ces sables roux marins reposent sur différents termes des molasses continentales. Ces termes sont régulièrement plus récents d'ouest en est. En effet :

— à l'ouest de la Lauzoue (à Sos, Rimbez, Labarrère près de Montréal, Eauze), ils reposent sur le niveau 2 (calcaire de Herret) ;

— à Larressingle et Gondrin, ils reposent sur les premiers mètres de la molasse qui recouvre le calcaire de Pellecahus (niveau 3) ;

Source : MNHN, Paris

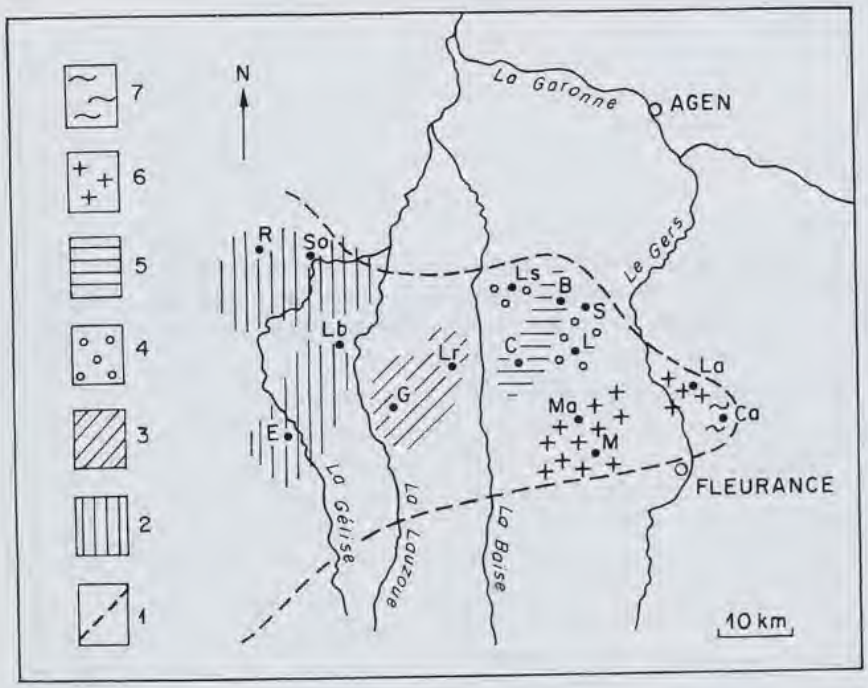


FIG. 3. — Carte indiquant les terrains sur lesquels se sont déposés les sables roux marins, d'âge Langhien et Serravallien inférieur, du golfe de Lectoure. **1**, limite de la transgression marine. **2** à **7**, niveaux 2 à 7 dans la nomenclature de CROUZEL.

FIG. 3. — Map of the Lectoure gulf with indication of the geological age of the rocks on wich the marine reddish-brown sands (Langhian and Lower Serravalian) were deposited. 1, limit of the marine trandgression. 2 to 7, numerotation of the CROUZEL nomenclature.

B : Bergès. C : Caussens. Ca : Castelnau-d'Arbieu. E : Eauze. G : Gondrin. L : Liet. La : Lauba. Lb : Labarrère. Lr : Larressingle. Ls : Lasbadies. M : Moulin de Mestres. Ma : Mas d'Auvignon. R : Rimbez. S : Soucaret. So : Sos.

— à Lasbadies, La Romieu-Soucaret et Liet, ils reposent sur le niveau du calcaire inférieur de Lectoure (niveau 4) ;
— à Caussens et à Berges (nord de La Romieu), ils reposent sur le calcaire de Larroque-Saint-Sernin (niveau 5) ;
— au Mas d'Auvignon, au Moulin de Mestres et à Lauba (à l'est de Lectoure), ils reposent sur le niveau 6 (calcaire supérieur de Lectoure) ;
— à Castelnau-d'Arbieu enfin, ils reposent sur les sables à Mammifères du Mouné qui sont directement superposés au calcaire d'Auch (niveau 7).

La mer est donc venue transgresser sur une surface arasée recoupant tous les terrains des niveaux 2 à 7.

Ces sables roux et marnes à *Crassostrea crassissima* n'ont jamais été retrouvés interstratifiés entre des bancs des molasses continentales de l'Armagnac. Pour cette raison, entre quelques autres, CROUZEL a pensé que la transgression était postérieure aux dépôts de toutes les molasses de l'Armagnac.

La faune de Lamellibranches marins (*Crassostrea crassissima, O. gryphoides, Flabellipecten larteti, Megacardita jouanneti*) et d'Échinides (*Scutella rotundata, Amphiope perspicillata*) retrouvée çà et là n'indique qu'un âge langhien ou serravalien.

Dans les sables marins de Sos et Rimbez, à la limite nord du Golfe de Lectoure, GINSBURG a étudié (1967) quelques restes de Mammifères conservés depuis longtemps au Muséum de Toulouse. Ce sont, redéterminés :

Proscapanus sansaniensis (Lartet, 1851)
Prolagus cf. *oeningensis* (Koenig, 1825)
Lagopsis cf. *verus* (Hensel, 1856)
Pseudocyon sansaniensis Lartet, 1851
Ischyrictis zibethoides (Blainville, 1841)
Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817)
Deinotherium bavaricum H. v. Meyer, 1831
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)

Source : MNHN, Paris

Plesiaceratherium lumiarense (Antunes & Ginsburg, 1983)
Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer, 1839
Cainotherium sp.
Dorcatherium crassum (Lartet, 1851)
Lagomeryx minimus (Toula, 1884)
Procervulus dichotomus (Gervais, 1859)
Dicrocerus elegans parviceros Ginsburg, 1967
Eotragus sansaniensis (Lartet, 1851)

Cette faune est d'âge MN 5, comme celles de Pontlevoy et des faluns de la Touraine et d'Anjou.

Récemment, des découvertes de micromammifères faites par A. COLLIER à Liet, Sos et Rimbez (MAGNÉ *et al.*, 1985) ont tendu à rajeunir l'âge de ces gisements et à les considérer comme de l'âge de Sansan.

À Liet, où la faune est la plus riche, BAUDELOT & COLLIER (1978) ont cité :

Pliopithecus antiquus (Blainville, 1839)
Crouzelia auscitanensis (Bergounioux & Crouzel, 1965)
Steneofiber cf. *depereti* Mayet, 1908
Albanensia sansaniensis (Lartet, 1851)
Monosaulax sansaniensis (Lartet, 1851)
Cricetodon sansaniensis Lartet, 1851
Democricetodon crassus Freudenthal, 1969
Democricetodon gaillardi (Schaub, 1925)
Megacricetodon crusafonti (Freudenthal, 1969)
Eumyarion medium (Lartet, 1851)
Spermophilinus bredai H. v. Meyer, 1848
Armantomys sp.
Mastodonte indet.
Anchitherium aurelianense (Cuvier, 1812)
Rhinoceratidae indet.
Hyotherium soemmeringi H. v. Meyer, 1839
Dorcatherium cf. *guntianum* H. v. Meyer, 1846
Dorcatherium aff. *crassum* (Lartet, 1851)
Micromeryx flourensianus Lartet, 1851
Dicrocerus elegans Lartet, 1851

BAUDELOT (*in* MAGNÉ *et al.*, 1985) reprend la liste des micromammifères. Elle y ajoute *Galerix exilis* (Blainville, 1839) et remplace *Megacricetodon crusafonti* par *Megacricetodon gersii*.

D'autre part, BULOT y a récemment retrouvé :

Heteroxerus grivensis (Major, 1893)
Spermophilinus bredai H. v. Meyer, 1848
Albanensia sansaniensis (Lartet, 1851)
Cricetodon sansaniensis Lartet, 1851

À Sos, BAUDELOT (*in* MAGNÉ *et al.*, *op. cit.*) signale :

Heteroxerus cf. *huerzeleri* Stehlin & Schaub, 1951
Megacricetodon cf. *germanicus* Aguilar, 1980
Megacricetodon minor (Lartet, 1851)
Democrocetodon aff. *affinis* (Schaub, 1925)
Democricetodon gaillardi (Schaub, 1925)
Eumyarion medium (Lartet, 1825)

et à Rimbez :

Democricetodon crassus Freudenthal, 1969

Source : MNHN, Paris

Toute cette microfaune est très proche, sinon identique, à celle de Sansan et nettement plus évoluée que celle de Castelnau-d'Arbieu. Cependant, *Steneofiber* cf. *depereti*, *Plesiaceratherium lumiarense* et *Dicrocerus elegans parviceros* sont des formes qui ont disparu au niveau de Sansan et caractérisent nettement des niveaux plus anciens. Notons aussi que la détermination spécifique du Pliopithèque de Liet est sujette à caution. COLLIER (1978) n'a trouvé à Liet qu'une M_3 et une P^4 isolées alors que la distinction entre le Pliopithèque de Sansan (*P. antiquus*) et celui plus ancien des faluns de Touraine et d'Anjou (*P. piveteaui*) ne se fait que sur le rapport de longueur M_3/M_2

Par ailleurs, MAGNÉ *et al.* (1985) ont appliqué la méthode des grade-datations à des populations de *Globigerinoides* de la lignée *trilobus*, récoltés dans six gisements des sables marins à *Crassostrea crassissima* de l'Armagnac : Caussens, Manciet, Mas d'Auvignon, Panjas, Sauboires et Sos. Les résultats trouvés pour les six gisements vont de – 15,96 ± 0,30 MA à – 16,01 ± 0,28 MA et les auteurs ont opté pour un âge commun de – 16,0 ± 0,3 MA. C'est l'âge de la mer langhienne (la TB 2.3 de l'échelle de HAQ *et al.*, 1987) et qui devrait être aussi celle de la mer des faluns, dans le bassin de la Loire.

D'autre part, à Sansan, la magnétostratigraphie a donné à S. SEN (article dans ce volume) un âge de – 15,2 MA. Enfin, CAHUZAC *et al.* (1995) considèrent, sur la base de l'étude du nanoplancton, qu'il y a eu deux transgressions marines au Miocène moyen en Aquitaine centrale : l'une, datée du Langhien, s'arrête entre Manciet et la Baïse ; l'autre, d'âge Serravallien supérieur, correspond au « golfe de Lectoure » datée du Langhien par la méthode des grade-datations.

Devant la contradiction de certains de ces résultats entre eux, nous favoriserons les données mammalogiques, dont nous connaissons la valeur, et nous serons favorables à la solution (provisoire peut-être) suivante : il y a bien eu deux transgressions marines au Miocène moyen dans la partie nord du département du Gers. L'une a atteint, au moins, Manciet et Sos, et date du Langhien. L'autre a été plus loin vers l'est et correspond aux dépôts de Liet et de Castelnau-d'Arbieu. Sa faune mammalogique indique un âge légèrement antérieur à Sansan. Elle se place donc à la base du Serravallien. Dans la nomenclature de CROUZEL, elle correspond au niveau 8.

Il reste à déterminer la place de Crastes dans ces équivalences. Situé stratigraphiquement entre Castelnau-d'Arbieu et Sansan, il pourrait correspondre aux sables roux ou être très légèrement plus ancien (ou plus récent).

FIG. 4. — Coupe de Castelnau-d'Arbieu. Sr : sables roux à *Ostrea crassissima* ; 8 : calcaire inférieur de l'Astarac ; S : sables fossilifères de Birosse et du Mouné ; 7 : calcaire d'Auch ; 6 : calcaire supérieur de Lectoure ; 5 : calcaire de Larroque-Saint-Sernin (d'après CROUZEL 1957, 1964).

FIG. 4. — Section of the Castelnau-d'Arbieu area. Sr : Ostrea crassissima *reddish-brown sands ; 8 : « calcaire inférieur de l'Astarac » ; S : fossiliferous sands of Birosse and Le Mouné ; 7 : « calcaire d'Auch » ; 6 : « calcaire supérieur de Lectoure » ; 5 : « calcaire de Larroque-Saint-Sernin » (after CROUZEL 1957, 1964).*

Source : MNHN, Paris

Corrélations avec les zones de l'échelle biochronologique continentale

Le gisement de Paulhiac, dans le calcaire blanc de l'Agenais, est le gisement de référence de la MN 1.

Le gisement de Laugnac, dans le calcaire gris de l'Agenais, est le gisement de référence de la MN 2b.

Le gisement d'Estrepouy, dans le niveau 1 de Crouzel, se trouve dans la partie inférieure de la MN 3. Par rapport à Laugnac, il contient *Eucricetodon infralactorensis*, *Melissiodon dominans*, *Prolagus vasconiensis*, *Lagopsis cadeoti* et le migrant de grande taille *Anchitherium aurelianense*. Plus bas dans la MN 3 se trouvent les gisements des sables continentaux du synclinal d'Esvres (les Beilleaux et la Brosse) où le *Lagopsis* est plus primitif (*Lagopsis spiracensis*) et où l'on n'a retrouvé aucune trace d'*Anchitherium* (cf. Ginsburg & Bonneau, 1994).

Le niveau 2 de Crouzel correspond aussi à la MN 3.

Le niveau 3 de Crouzel contient à la base du calcaire de Pellecahus le gisement de Marsolan et, juste au-dessus du même calcaire, les gisements de Navère et Saint-Vincent-de-Lamonjoie. Ces deux derniers gisements, à *Prolagus schnaitheimensis*, *Melissiodon dominans*, *Pseudodryomys simplicidens*, *Ligerimys antiquus*, appartiennent encore à la MN 3. Par contre le gisement de Pellecahus, avec *Megacricetodon*, *Democricetodon*, *Fahlbuschia*, *Bunolistriodon* et *Dorcatherium* est très nettement à placer dans la MN 4.

Les gisements du niveau 4 (Bézian) et du niveau 5 [La Romieu classique (= Soucaret)] sont caractérisés par l'arrivée d'*Eumyarion*, *Deinotherium*, *Archaeobelodon* et sans doute (car non retrouvé à Pellecahus) *Brachypotherium brachypus*.

Le niveau 6 de Crouzel est pauvre et voit seulement la disparition des genres *Melissiodon* et *Ligerimys*.

Le niveau 7, avec les gisements de Birosse et le Mouné à Castelnau-d'Arbieu, voit l'arrivée des genres *Cricetodon*, *Chalicotherium*, *Dicrocerus*. Ces deux sites sont contemporains du gisement de Pontlevoy-Thenay dans le bassin de la Loire, gisement de référence de la MN 5. On notera aussi l'apparition par évolution sur place de *Palaeomeryx* (*P. lathanensis* qui remplace *P. kaupi*).

Le gisement de Crastes, dans le niveau 8, contient une faune similaire à celle du niveau précédent et sera donc placé aussi dans la MN 5.

Au-dessus, le gisement de Sansan, inclus dans le calcaire de base du niveau 9, est le gisement de référence de la MN 6. Il voit l'arrivée par migration de *Listriodon splendens*, *Conohyus simorrensis*, et l'évolution sur place de *Palaeomeryx* (*Palaeomeryx magnus*). Le gisement de Malartic, au sommet du même niveau 9, contient une faune similaire. L'écologie semble cependant différente car le Rhinocerotidae dominant est *Brachypotherium brachypus*, si rare à Sansan.

Le niveau 10, avec le gisement de Rajégats à Simorre, voit la nette évolution du genre *Palaeomeryx*, avec *Palaeomeryx eminens* qui n'est pas seulement plus grand que *P. magnus*, mais montre une structure différente de la P_4. *Conohyus simorrensis*, représenté très discrètement à Sansan, est ici une des bêtes dominantes. La faune de Rajégats est à mettre en parallèle avec celle de Steinheim, gisement de référence de la MN 7 (cf. liste faunique *in* Heizmann, 1973).

Le niveau 11, avec En Péjouan, et le niveau 12 avec le Seignou à Tournan et Villefranche-d'Astarac, ne montrent pas de changement d'avec le niveau 10.

Les niveaux suivants, 13, 14, 15 sont très pauvres en fossiles.

Le niveau 16 voit l'apparition de l'Anthropomorphe *Dryopithecus* et celle de formes qui atteindront le Miocène supérieur : *Korynochoerus* et *Protragocerus*. Ce dernier taxon indique la MN 8.

Le niveau 17 se place en regard du sommet de la MN 8.

Source : MNHN, Paris

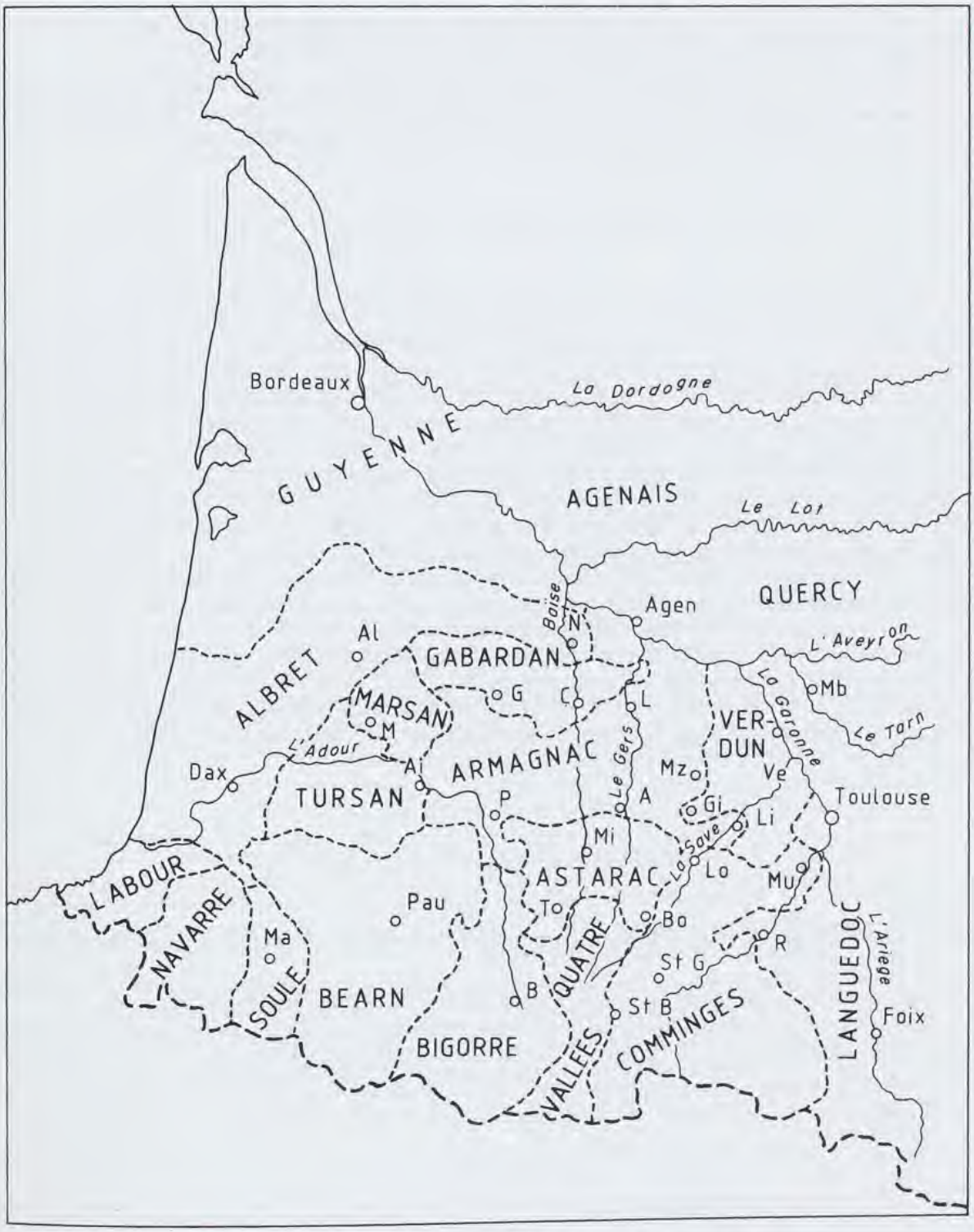


FIG. 5. — Carte de la Gascogne vers la fin du XVI[e] siècle, avec indications des provinces.

FIG. 5. — Map of Gascony at the end of the sixteenth century.

A : Auch ; Ai : Aire-sur-Adour ; Al : Albret ; B : Bagnères-de-Bigorre ; Bo : Boulogne-sur-Gesse ; C : Condom ; G : Gabarret ; Gi : Gimont ; L : Lectoure ; Li : L'Isle-Jourdain ; Lo : Lombez ; M : Mont-de-Marsan ; Ma : Mauléon ; Mb : Montauban ; Mi : Mirande ; Mu : Muret ; Mz : Mauvezin ; N : Nérac ; P. : Plaisance ; R : Rieux ; St B : Saint-Bertrand-de-Comminges ; St G : Saint-Gaudens ; T : Tries-sur-Baïse ; V : Verdun-sur-Garonne.

Source : MNHN, Paris

Enfin, la présence d'*Hipparion* à Orignac place ce dernier gisement dans le Miocène supérieur. Sa faune ne se distingue pas de celle d'Eppelsheim, gisement de référence de la MN 9.

En résumé, la trilogie agenaise correspond à l'étage continental Agénien (MN 1 + 2), les niveaux 1 à 8 de CROUZEL appartiennent à l'Orléanien (MN 2 + 3 + 4 + 5), les niveaux 9 à 17 de CROUZEL relèvent de l'Astaracien (MN 6 à 8) tandis que les argiles et lignites d'Orignac appartiennent au Vallésien (MN 9 et 10).

NOTE FINALE SUR L'ASTARACIEN

Comme on le voit, la partie septentrionale du département du Gers est occupée par des terrains d'âge principalement orléanien. Ils correspondent schématiquement au Haut-Armagnac. Le Bas-Armagnac, situé au Nord, dans le département limitrophe du Lot-et-Garonne, est occupé par les mêmes terrains. Par contre, la partie sud du département est constituée principalement par des terrains d'âge astaracien, et correspond à l'Astarac. Cette région, située au centre de l'Aquitaine, tire son nom de deux vocables basques : Ast (pointe rocheuse) et Arr (rocher) suivis du suffixe gallo-romain habituel : acus/acum. Elle est devenue une province indépendante seulement au X^{e} siècle. Le duc des gascons Garcie-Sanche le Courbé aurait alors divisé son duché en trois lots, au profit de chacun de ses fils. Le troisième, Arnaud Garcie, aurait reçu à la mort de son père, en 920, le Comitatus Astaracus. Cent ans plus tard, l'Astarac est démembré, perdant à l'Ouest le Comté de Pardiac et au Sud le Vicomté de Magnoac. À l'Est, la région de Sauveterre en fut détachée plus tard. Le nom d'Astarac perdura administrativement jusqu'à la Révolution Française. La capitale de l'Astarac a toujours été Mirande. Dans ses limites primitives, et maximales, l'Astarac avait pour limites à l'Ouest, au Sud et à l'Est les limites actuelles du département du Gers avec un petit débordement au Sud sur le pays de Tries, Castelnau-Manoac et Boulogne-sur-Gesse. Sa limite Nord passe par les environs de Pontejac, puis entre Roquetaille et Pessan, au Nord de Pavie mais au Sud d'Auch, puis au Sud de l'Isle-de-Noé, remonte au Nord jusqu'à Saint-Arailles pour enfin se diriger vers l'Ouest jusqu'aux abords de Plaisance. Quoi qu'il en soit des vicissitudes de l'Astarac au cours de l'histoire, Sansan, placé non loin de son centre géographique lors de son extension minimale, a toujours fait partie de l'Astarac.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAUDELOT, S. & COLLIER, A., 1978. — Les faunes miocènes du Haut-Armagnac (Gers, France). 1. Les gisements. *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle, Toulouse*, **114** (1-2) : 194-206.

BONIS, L. DE, 1973. — Contribution à l'étude des mammifères de l'Aquitanien de l'Agenais. Rongeurs — Carnivores — Périssodactyles. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, N.S. C, **XXVIII** : 1-192.

BONIS, L. DE, 1994. — Carnivores viverroïdes (Carnivora, Mammalia) du Miocène inférieur d'Europe occidentale : origine des familles modernes de Feliformia. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **165** (1) : 85-92.

BRUIJN, H. DE, DAMMS, R., DAXNER-HOCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P. & MORALES, J., 1992. — Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. *Newsletters Stratigraphy.*, 26 (2/3) : 65-118.

BULOT, C. 1980. — Découverte de nouveaux Rongeurs dans le gisement d'Estrepouy (Gers). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4^{e} sér., **2**, C (4) : 397-406.

BULOT, C. 1986. — Distinction de deux niveaux fossilifères dans le gisement traditionnel de la Romieu (Gers). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4^{e} sér., **8**, C (4) : 483-497.

BULOT, C. 1989. — Biostratigraphie des formations continentales de l'Orléanien du Haut-Armagnac (France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4^{e} sér., **11**, C (3) : 133-139.

BULOT, C. & GINSBURG, L., 1993. — Gisements à Mammifères miocènes du Haut-Armagnac et âge des plus anciens Proboscidiens d'Europe occidentale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **316**, sér. II : 1011-1016.

BULOT, C., GINSBURG, L. & JUILLARD, F., 1986. — Un nouveau gisement à Mammifères miocènes du Bassin d'Aquitaine : en Domine à Crastes (Gers). *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle, Toulouse*, **122** : 181-191.

Source : MNHN, Paris

BULOT, C., GINSBURG, L. & TASSY, P., 1992. — Le gisement à Mammifères miocènes de Castelnau-d'Arbieu (Gers). Données nouvelles et implications biostratigraphiques. . *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **314**, sér. II : 533-537.

CAHUZAC, B., JANIN, M.C. & STEURBAUT, E., 1995. — Biostratigraphie de l'Oligo-Miocène du Bassin d'Aquitaine fondée sur les nannofossiles calcaires. Implications paléogéographiques. *Géologie de la France*, 2 : 57-82.

COLLIER, A., 1978. — Découverte de restes de Pliopithèques (Mammalia, Primates) dans les sables fauves de l'Armagnac. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **286** (4), D : 327-330.

CROUZEL, F., 1957. — Le Miocène continental du Bassin d'Aquitaine. *Bulletin du Service de la Carte géologique de France*, **258**, LIV : 1-264.

CROUZEL, F., DURANTHON, F. & GINSBURG, L., 1988. — Découverte d'un riche gisement à petits et grands mammifères d'âge Orléanien dans le département du Gers (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **307**, II : 101-104.

CROUZEL, F., CUVILLIER, J., DUPONT-CAMET, J., FEINBERG, H., SACAL, V. & VOGT, H., 1965. — Carte géologique de la France au 80.000e. Feuille de Montréal, 2e édit.

FAHLBUSCH, V., 1976. — Report on the International Symposium on Mammalian Stratigraphy of the European Tertiary (München, April 11-14, 1975). *Newsletters Stratigraphy*, **5** : 160-167.

GINSBURG, L., 1967. — Une faune de Mammifères dans l'Helvétien marin de Sos (Lot-et-Garonne) et de Rimbez (Landes). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7e sér., **IX** : 5-18.

GINSBURG, L. & BONNEAU, M., 1994. — La succession des faunes de Mammifères miocènes de Pontigné (Maine-et-Loire). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*., Paris, N.S., **16** C (2-4) : 313-328.

GINSBURG, L. & BULOT, C., 1982. — Les Carnivores du Miocène de Bézian près de La Romieu (Gers, France). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Utrecht, series B, **85** (1) : 53-76, 2 figs, 4 pl.

GINSBURG, L. & BULOT, C., 1984. — Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène de Bézian à La Romieu (Gers). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e sér., **6**, C (4) : 353-377, 6 pl.

GINSBURG, L. & BULOT, C., 1987. — Les Suiformes (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène de Bézian (Gers). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e sér., **9**, C (4) : 455-469, 3 pl.

GINSBURG, L. & BULOT, C., 1987. — Les Artiodactyles sélénodontes du Miocène de Bézian à La Romieu (Gers). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e sér., **9**, C (1) / 63-96, 64 fig.

GINSBURG, L., MUIZON, C. de & TASSY, P., 1975. — Découverte d'un important gisement à Mastodontes dans le Miocène moyen de Simorre (Gers). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **280** D : 1547-1549.

GINSBURG, L. & TASSY, P., 1977. — Les fouilles paléontologiques dans la région de Simorre. *Bulletin de la Société d'Archives historiques, littéraires et scientifiques du Gers* : 443-461, 4 fig.

GINSBURG, L. & TASSY, P., 1977. — Les nouveaux gisements à Mastodontes du Vindobonien moyen de Simorre (Gers). *Comptes Rendus sommaires de la Société Géologique de France*, **1** : 24-26.

GOURINARD, Y., MAGNE, J. & WALLEZ, M.J., 1987. — Présence de la mer burdigalienne dans le centre de l'Aquitaine. *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle, Toulouse*, **123** : 147-150.

HAQ, B.V., HABENOOL, J. & VAIL, P.R., 1987. — Chronology of fluctuating sea level since the Triassic. *Science*, **235** : 1156-1167.

HEIZMANN, E.P.J. — 1973. — Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. *Palaeontographica*, suppl. VIII (V, B) : 1-95.

HEIZMANN, E.P.J., GINSBURG, L. & BULOT, C., 1980. — *Prosansanosmilus peregrinus*, ein neuer machairodontider Felide aus dem Miozän Deutschlands und Frankreichs. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, Ser. B, **58** : 1-27, 7 figs, 2 pl.

HUGUENEY, M. & RINGEADE, M., 1989. — Synthesis on the « Aquitanian » Lagomorph and Rodent faunas of the Aquitaine Basin (France). *In* : European Neogene Mammal Chronology — NATO ASI, ser. A, **180** : 139-156.

MAGNÉ, J., BAUDELOT, S., CROUZEL, F., GOURINARD, Y. & WALLEZ, M.J., 1985. — La mer du Langien inférieur a envahi le centre du Bassin d'Aquitaine : arguments biostratigraphiques et géochronologiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **300**, sér. II (19) : 961-964.

MEIN, P., 1975. — Résultats du groupe de travail des Vertébrés in « Report on Activity of the RCMNS Working Group (1971-1975) ». Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy, Bratislava : 78-81.

MEIN, P., 1990. — Updating of MN zones. *In* European Neogene Mammal Chronology. NATO ASI, ser. A, **180** : 73-90.

RICHARD, M., 1948. — Contributions à l'étude du Bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiaires. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 380 p.

ROMAN, F. & VIRET, J., 1930. — Le Miocène continental de l'Armagnac et le gisement burdigalien de la Romieu (Gers). *Livre Jubilaire de la Société Géologique de France*, **2** : 577-604.

ROMAN, F. & VIRET, J., 1934. — La faune de mammifères du Burdigalien de la Romieu (Gers). *Mémoires de la Société Géologique de France*, N.S., 9, **21** (2-3) : 1-67.

TASSY, P., 1977. — Découverte de *Zygolophodon turicensis* (Schinz) (Proboscidea, Mammalia) au lieu-dit Malartic à Simorre, Gers (Vindobonien moyen) ; implications paléoécologiques et biostratigraphiques. *Geobios*, **10** (5) : 655-669.

TOBIEN, H., 1970. — Lagomorpha (Mammalia) im Unter-Miozän des Mainzer Beckens und die Altersstellung der Fundschichte. *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, **56**, Horst Falke — Festschrift : 13-36.

TOURNOUER, R., 1870. — Sur l'âge géologique des « molasses de l'Agenais », à propos de la découverte de nouveaux débris d'*Elotherium magnum* et de divers autres mammifères dans les terrains tertiaires d'eau douce du département du Lot-et-Garonne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 2e sér., **26** : 983-1023.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

4

La magnétostratigraphie du site de Sansan

Sevket SEN & Léonard GINSBURG

Muséum national d'Histoire naturelle, UMR 8569 du CNRS
Laboratoire de Paléontologie, 8 rue Buffon, F-75005 Paris

RÉSUMÉ

À Sansan, une coupe de 42 m a été échantillonnée pour étudier la magnétostratigraphie. Les diverses analyses ont montré que les sédiments sont favorables pour des études magnétostratigraphiques. Dans 95 échantillons sur 119, désaimantés par chauffe, il a été possible d'identifier la direction de la composante primaire d'aimantation. Cette étude a mis en évidence la succession de cinq zones de polarité dans la coupe de Sansan. Les deux tiers inférieurs de la coupe renferment une seule zone de polarité, inverse, tandis que dans le tiers supérieur quatre zones de polarité se succèdent. Le schéma caractéristique de cette succession et la précision des données biochronologiques permettent de corréler les magnétozones de Sansan avec l'intervalle de Chrons C5ADr — C5Br de l'échelle des inversions géomagnétiques. Une telle corrélation suggère un âge compris entre 15,0 et 15,2 Ma pour le gisement de Sansan. Les couches fossilifères ont une épaisseur de 1,5 m environ et la durée de leur dépôt peut être estimée, à l'aide des données magnétostratigraphiques et du taux de sédimentation, à environ cent mille ans.

ABSTRACT

Magnetostratigraphy in Sansan.

At Sansan, a 42 m-thick section has been sampled to study the magnetostratigraphy. Thermal demagnetization and several other tests proved that the sediments are suitable for such a study. 95 samples out of 119 provided the primary component of magnetization, and they have been used to define the polarity of each site. Five polarity zones have been found in the Sansan section, with a thick reversed zone in the lower two thirds of the section, followed by a succession of four short normal and reversed polarity zones. The characteristic pattern of the polarity succession at Sansan, along with the biochronologic age of the mammal fauna, allowed the correlation of this succession with the interval C5ADr — C5Br of the magnetic polarity time scale. As a result, the age of the mammal locality of Sansan can be estimated at between 15.0 and 15.2 Ma. The total thickness of the fossiliferous beds reaches about 1.5 m ; the duration of their deposition, as deduced from magnetostratigraphic correlation and the sedimentation rate can be estimated at about 100.000 years.

SEN, S. & GINSBURG, L., 2000. — La magnétostratigraphie du site de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.). La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 69-81. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

À l'occasion des recherches multidisciplinaires entreprises sur le gisement de Sansan, il nous a paru nécessaire de présenter la lithostratigraphie détaillée des formations miocènes qui entourent le niveau fossilifère et d'étudier la magnétostratigraphie. Pour ce faire, nous avons levé une coupe sur le flanc ouest de la colline de Sansan en utilisant les affleurements disponibles et prélevé des échantillons sur cette même coupe pour la magnétostratigraphie. La partie sommitale de la coupe a pu être observée d'une manière plus détaillée que le reste, grâce à une tranchée effectuée durant l'été 1990 qui a mis à nu les sédiments sur une épaisseur de dix mètres.

Le but de cette note est de décrire brièvement la lithologie des dépôts observés sur une coupe de la colline de Sansan et d'en présenter la magnétostratigraphie. La finalité de cette étude est de chercher une corrélation entre les polarités magnétiques de cette coupe et celles de l'échelle des inversions géomagnétiques.

LITHOSTRATIGRAPHIE

La coupe présentée ci-dessous concerne les formations sédimentaires qui affleurent entre la vallée du Gers et le sommet de la colline de Sansan. Le trajet suivi pour lever cette coupe est celui du chemin qui conduit au gisement de Sansan en suivant le versant ouest de la colline et en traversant la ferme de Compayre.

Sur ce versant, la partie inférieure de la coupe n'affleure pas clairement. CROUZEL (1957 : fig. 17) y reconnaît, à partir de la base, les « molasse et calcaire du niveau de Pellécahus » et le « Calcaire inférieur de Lectoure », ces deux niveaux repères étant intercalés dans des « marnes grumeleuses ». Sur le terrain, nous n'avons pas pu suivre cette succession stratigraphique, ni échantillonner pour la magnétostratigraphie. Toutefois, une tranchée le long de l'ancienne route « romaine », qui longe la vallée du Gers, met en évidence une coupe de 6 m d'épaisseur où affleurent, de la base au sommet, un banc de calcaire (Calcaire de Pellécahus ?), des marnes sableuses, un banc de grès et enfin un banc de marnes sableuses. Ces dépôts se situent incontestablement en dessous des premiers niveaux observés le long de la coupe principale (Fig. 4).

Les affleurements sont à peu près continus depuis la ferme de Compayre, à mi-hauteur de la pente, jusqu'au sommet de la colline. Cette ferme est construite sur un épais banc calcaire qui, dans la stratigraphie régionale, est corrélé avec le Calcaire supérieur de Lectoure (CROUZEL 1957 : fig. 17). Ce banc est recouvert par une alternance de marnes et de calcaires sur 10 m. Plus haut, un banc de grès, d'environ 2 m d'épaisseur, recouvre ces faciès ; ce grès montre un net granoclassement, avec des éléments de taille centimétrique à sa base et plus fins vers le sommet. Au-dessus de ce banc, il y a une lacune d'observation sur environ 5 m.

La partie sommitale de la coupe est mieux exposée que le reste. A l'occasion des fouilles de l'été 1990, une grande tranchée a été effectuée sur le versant nord pour dégager la couche à vertébrés sur une grande étendue. Cette tranchée a mis en évidence une coupe de 10 m depuis le sommet de la colline, entre les altitudes 235 et 245 m. La lithologie des couches formant cette partie de la section a déjà été décrite et illustrée par BAUDELOT (1972 : fig. 3). De la base au sommet, on observe la succession suivante (Fig. 1) :

1. calcaire marneux de couleur jaunâtre, avec des passées plus ou moins gréseuses, contenant des grains de quartz de taille inférieure au millimètre et de forme plus ou moins émoussée ; épaisseur 1,5 m ;

2. marnes vertes azoïques contenant des concrétions calcaires de taille centimétrique ou décimétrique ; épaisseur environ 1 m ;

Source : MNHN, Paris

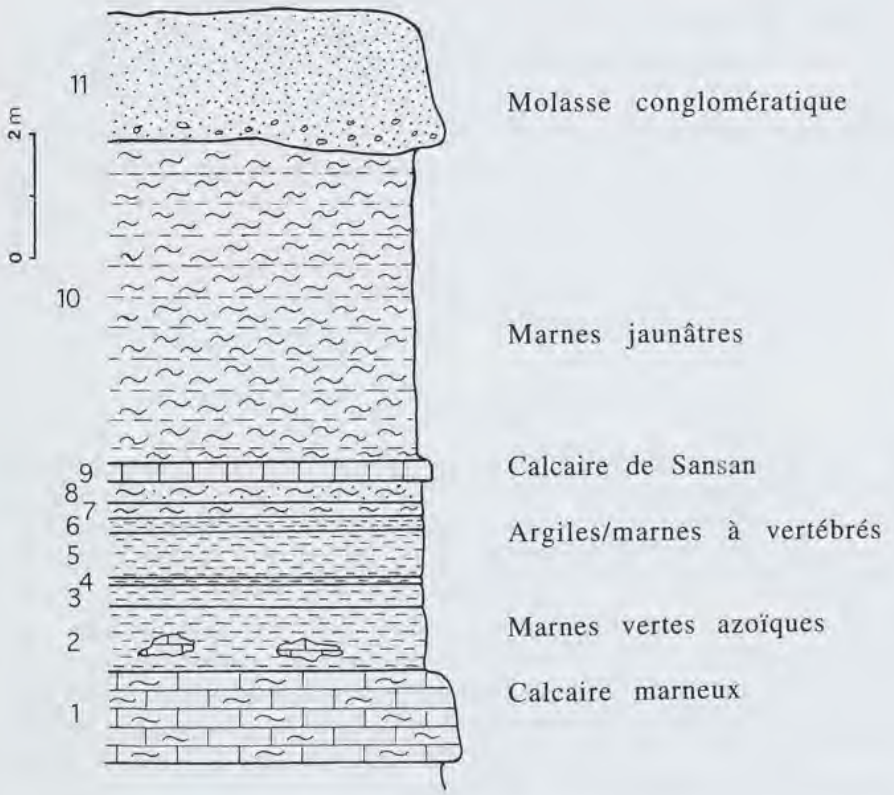


FIG. 1. — Coupe détaillée des couches entourant le gisement fossilifère de Sansan. Pour plus de détail, voir le chapitre « lithostratigraphie ».

FIG. 1. — Detailed lithostratigraphy of deposits around the fossiliferous beds of Sansan. For more information, see the chapter « lithostratigraphie ».

3. argiles vertes feuilletées avec rares fragments de coquilles ; épaisseur 0,3 m ;

4. argiles noirâtres pétries de coquilles et d'os ; épaisseur 0,05 à 0,1 m ;

5. argiles vertes plastiques avec coquilles et os ; épaisseur 0,85 m ;

6. couche de décollement tourbeuse, très riches en coquilles écrasées, de couleur gris-noir ; épaisseur 0,1 m ;

7. marnes violacées riches en coquilles et en os de petites dimensions ; épaisseur 0,2 m ;

8. marnes grisâtres sableuses montrant un faible granoclassement, contenant de rares débris de coquilles et d'os ; épaisseur 0,3 m ;

9. banc de calcaire blanc (Calcaire de Sansan) très compact, 0,15 à 0,30 m d'épaisseur. BAUDELOT (1972 : p. 12) indique que « des traces d'oxyde de fer sont visibles à la partie supérieure de la couche, alors que dans sa partie inférieure le calcaire est plus pur ; entre les deux se situe un lit dans lequel s'alignent des Ostracodes. Dans cette couche ont été trouvés des restes de Poissons et des empreintes de Bambusées » ;

10. marnes jaunâtres avec un faible litage, parfois avec des bancs sableux ; épaisseur 5 m ;

11. molasse conglomératique à base irrégulière. Il s'agit d'un dépôt de chenal, avec des éléments de taille centimétrique à la base et au sommet, plus fin vers le centre ; épaisseur 1,5 à 2 m. Ce banc constitue le sommet de la colline de Sansan sur laquelle est construite la Métairie de Campané, actuellement en ruines.

De ces observations, on peut souligner quelques points importants :

— les sédiments contenant des restes de vertébrés s'étalent sur une épaisseur d'au moins 1,5 m, le tout sous le banc de calcaire appelé « Calcaire de Sansan » ;

Source : MNHN, Paris

— si certaines couches sont plus riches que d'autres en restes de micromammifères, ces derniers sont présents dans tous les dépôts fossilifères. En revanche, des restes de grands mammifères sont préférentiellement concentrés dans les argiles noirâtres, argiles vertes plastiques et marnes violacées ;

— il faut remarquer une certaine hétérogénéité des dépôts fossilifères, qui varient d'argiles plastiques formées dans un environnement d'eau calme à des sables indiquant un apport détritique et la présence de courants.

MAGNÉTOSTRATIGRAPHIE

Échantillonnage et mesure

La coupe échantillonnée pour l'étude magnétostratigraphique est celle décrite ci-dessus. Elle suit le chemin qui mène au gisement de Sansan, depuis la vieille chapelle en passant par la ferme de Compayre. L'abondance des terres cultivées et de la végétation sur les flancs de cette colline ne laisse guère de place à des affleurements naturels. Cependant, les tranchées artificielles le long des chemins et les bancs durs en relief permettent de suivre la stratigraphie et de prélever des échantillons sur la roche en place.

Nous avons échantillonné cette coupe en deux étapes. En juillet 1989, des blocs orientés à la boussole ont été prélevés le long de ce trajet dans 19 horizons (sites) sur une épaisseur de 42 m, plus trois blocs dans la tranchée le long de la route « romaine » (Fig. 4 : tirets de gauche). La distance verticale entre divers sites de prélèvement est irrégulière, variant de cinquante centimètres à plus d'une dizaine de mètres, avec une moyenne de 2,1 m. Notons en particulier deux lacunes majeures de 5 m et de 12 m. La variation de la distance verticale est fonction de la disponibilité des affleurements.

Lors de la seconde campagne, en juillet 1990, dans la tranchée de la fouille paléontologique, 25 blocs orientés ont été prélevés sur une épaisseur de 10 m (Fig. 4 : tirets de droite) ; certains d'entre eux proviennent des niveaux échantillonnés en 1989. Cette étude repose donc sur 47 prélèvements répartis sur l'ensemble de la coupe.

Sur le terrain, nous avons essayé de prélever au moins un bloc dans chaque couche qui affleure. Dans la partie supérieure de la coupe, la distance verticale entre les sites a été mesurée directement sur les parois verticales, avec une marge d'erreur de 10 cm. Dans les deux tiers inférieurs, cette précision est bien moindre. Avant tout prélèvement, le sédiment altéré a été dégagé pour retrouver la roche « fraîche » et en place. La lithologie des niveaux échantillonnés varie, des grès aux calcaires.

Les blocs ont été forés au laboratoire pour obtenir des échantillons de format standard, ∅ 25 mm et long de 22 mm. Avant le forage, les blocs ont été insérés dans du plâtre, avec leurs surfaces d'orientation à l'horizontale ; ceux prélevés dans des sédiments friables ont été préalablement emballés dans une feuille d'aluminium pour éviter leur désagrégation par l'humidité du plâtre. Lors du forage, l'eau ou l'air comprimé ont été utilisés, selon le degré de consolidation des sédiments, pour refroidir le foret et évacuer la poussière.

L'étude paléomagnétique a été effectuée au Laboratoire de Paléomagnétisme et de Géodynamique de l'IPG à Paris. Pour les mesures de la rémanence magnétique, nous avons utilisé un magnétomètre cryogénique CTF à trois axes.

Étude paléomagnétique

L'aimantation rémanente isotherme (ARI) de six échantillons, représentatifs des diverses lithologies de cette coupe, a été étudiée afin de déterminer les minéraux magnétiques porteurs de rémanence ; ils ont été aimantés étape par étape jusqu'à 1,3 Teslas. A 0,3 Tesla, 57 à 98 % de l'ARI totale est acquise.

Source : MNHN, Paris

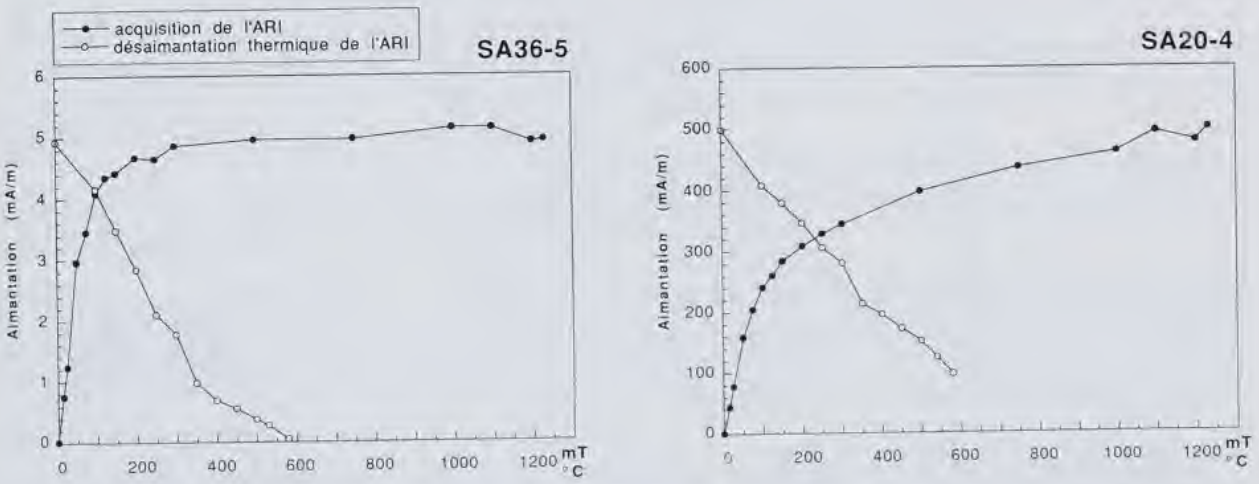


FIG. 2. — Courbes d'acquisition d'aimantation rémanente isotherme (ARI) et de sa désaimantation thermique pour deux échantillons de la coupe de Sansan.

FIG. 2. — Curves of the isothermal remanent magnetization (ARI) and of its thermal demagnetization for two samples from the Sansan section.

avec une moyenne de 74 %. Cette proportion est faible dans les grès et calcaires gréseux, mais plus élevée dans les calcaires et marnes vertes. La figure 2 présente les deux cas extrêmes. L'échantillon SA36-5 provient du Calcaire de Sansan ; la courbe de l'ARI ainsi que celle de sa désaimantation montrent que le principal porteur de rémanence est la magnétite. SA20-4 est un échantillon prélevé dans une couche de grès dans la partie inférieure de la section ; l'acquisition de l'ARI est lente et n'atteint pas la saturation à 1,2 T ; de même, la désaimantation de l'ARI n'est pas totale à 580°C, ce qui indique clairement la présence d'un minéral magnétique à forte coercivité et à forte température de Curie, probablement l'hématite.

Après mesure de l'aimantation rémanente naturelle (ARN), les 119 échantillons ont été analysés thermiquement en un quinzaine d'étapes, jusqu'à 600 ou 650°C. L'évolution de la susceptibilité magnétique au cours du traitement thermique a été contrôlée sur un échantillon par site. Les divers diagrammes (courbes d'intensité et de susceptibilité, projection stéréographique et diagramme de Zijderveld) ont permis de suivre le comportement magnétique des sédiments au cours de la désaimantation et de déterminer les directions de diverses composantes d'aimantation.

L'intensité d'ARN est légèrement supérieure à 1 mA/m dans les sédiments situés au-dessus du Calcaire de Sansan et oscille entre 0,1 et 1 mA/m dans ce calcaire et dans les sites prélevés en dessous. Si dans certains échantillons une large fraction de l'intensité d'aimantation est détruite à 150 ou 200°C (Fig. 3a, c et e), plus de 2/3 des échantillons conservent au moins la moitié de leur intensité initiale à 200°C. Cette fraction détruite, dont la direction est voisine de celle du champ magnétique terrestre actuel, représente donc une aimantation secondaire. La fraction restante après l'étape de 200°C se désaimante progressivement. Cependant, les échantillons provenant des sédiments à forte granulométrie sont plus résistants à la chauffe que les autres. Dans ce type de sites (voir figure 3b), la plupart des échantillons n'ont pu être désaimantés totalement, et de ce fait, il n'a pas été possible d'isoler clairement les diverses composantes d'aimantation. La plupart des échantillons éliminés du résultat final proviennent de ces sites.

Presque tous les échantillons possèdent une composante secondaire de polarité normale, et dont la direction est proche de celle du champ actuel. Elle est facilement identifiée dans les sites à polarité inverse, mais plus difficilement dans ceux à polarité normale en raison de la direction voisine des composantes primaire et secondaire.

Source : MNHN, Paris

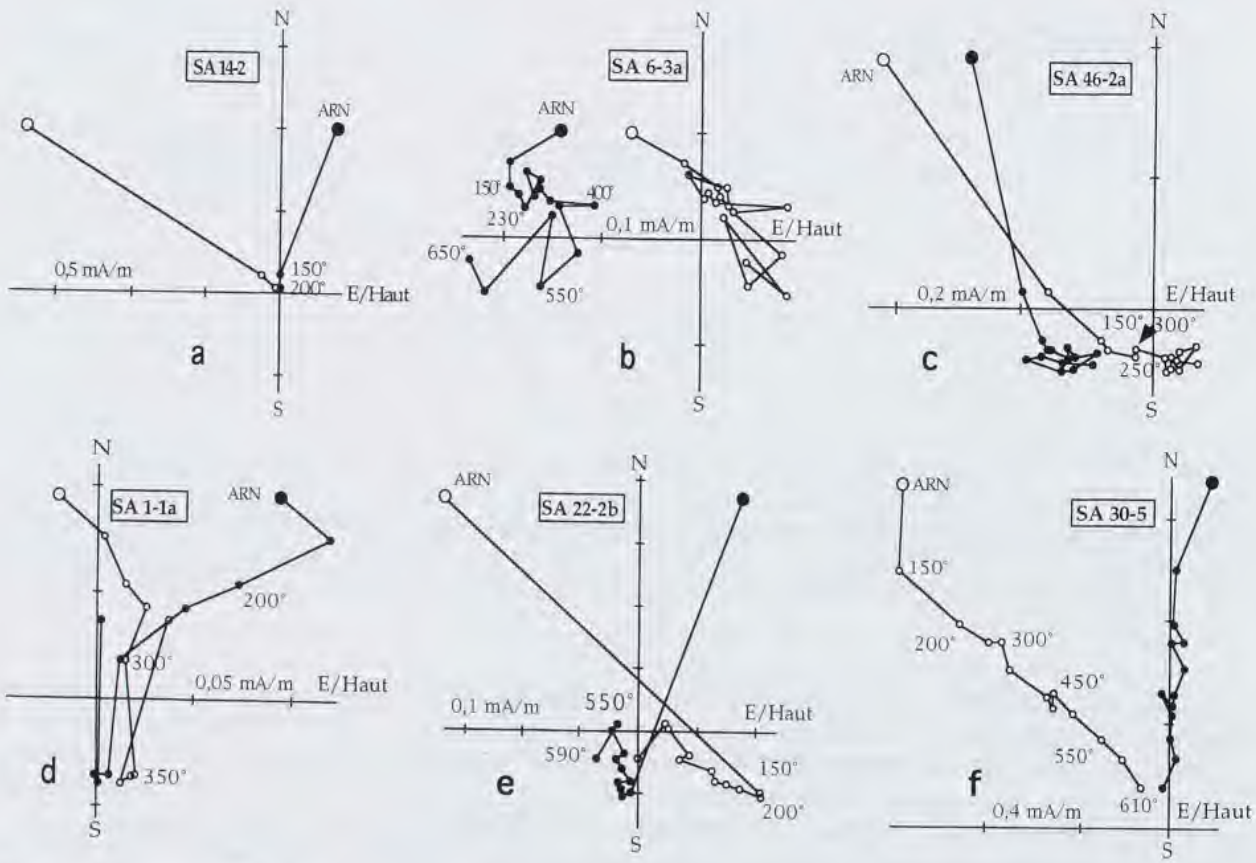


FIG. 3. — Diagrammes de Zijderveld illustrant les différents comportements rencontrés lors de la désaimantation thermique. a et b) échantillons de mauvaise qualité, non retenus pour déterminer la polarité de site ; c) de qualité passable ; d) de bonne qualité ; e et f) de très bonne qualité. Les figures pleines et vides représentent les projections du vecteur d'aimantation respectivement dans le plan horizontal (déclinaison) et dans le plan vertical (inclinaison).

FIG. 3. — Some Zijderveld diagrams to illustrate different behaviors of magnetization during thermal demagnetization in samples from the section of Sansan. a & b) bad quality samples which were rejected for polarity determination ; c) moderate quality samples ; d) good quality samples ; e & f) very good quality samples. Full and open dots indicate the projection of the vector of magnetization respectively in horizontal (declination) and vertical (inclination) plans.

En tenant compte du comportement de l'aimantation rémanente au cours de la désaimantation et du degré d'isolement de diverses composantes de l'aimantation, on peut définir quatre classes d'échantillons comme mauvais, passable, bon et très bon.

— Les mauvais échantillons sont ceux qui ont soit une aimantation résistante à la chauffe (pour lesquels il n'a pas été possible d'isoler les diverses composantes d'aimantation), soit une aimantation presque nulle à 200°C ou instable qui donne après désaimantation un diagramme « en spaghetti » (Fig. 3a et b). 24 échantillons de ce type, provenant essentiellement des sédiments grossiers et des calcaires, ont été éliminés du résultat final.

— Les échantillons passables présentent une désaimantation incomplète, où l'on peut clairement identifier une composante secondaire qui s'élimine progressivement sans toutefois permettre de définir sans ambiguité les directions de la composante primaire (Fig. 3c). Ainsi, les directions d'aimantation lors des étapes thermiques élevées restent intermédiaires, avec des inclinaisons faibles, positives ou négatives. 27 échantillons appartiennent à cette catégorie pour lesquels seules les directions les plus proches de celle d'une aimantation primaire ont été retenues.

Source : MNHN, Paris

— Les bons échantillons (27) sont ceux pour lesquels il a été possible d'identifier les deux composantes d'aimantation, mais la définition de la direction primaire comporte une large marge d'erreur (a95>10). Il s'agit en fait des échantillons dont l'aimantation à haute température est faible et qui, du fait du bruit de fond du magnétomètre et de la viscosité, donnent des directions fluctuantes (Fig. 3d).

— Les très bons échantillons (41) sont ceux pour lesquels les deux composantes sont clairement identifiées (Fig. 3e et f). La direction de la composante primaire a été calculée sur au moins trois points avec une faible marge d'erreur (a95 <10).

Les directions (déclinaisons et inclinaisons) ainsi obtenues sont rapportées sur la figure 4 pour tous les échantillons retenus, en rapport avec la stratigraphie. Les cercles blancs représentent la catégorie d'échantillons « utilisables » et les cercles noirs les catégories « bonne » et « très bonne ». À partir de ces mêmes directions, nous avons calculé les latitudes du pôle géomagnétique virtuel (PGV) qui ont servi à définir les zones de polarité.

Comme il apparaît sur la figure 4, les déclinaisons se regroupent autours des lignes de 0° et de 180° ; quant aux inclinaisons, la moyenne est de 46° pour celles qui sont positives et de -51° pour les négatives. Ces valeurs pratiquement antipodales montrent que l'aimantation primaire est bien isolée.

Corrélation

Cette étude a permis de mettre en évidence une succession de cinq zones de polarité dans la coupe de Sansan. Les deux tiers inférieurs de la coupe enregistrent une seule polarité, inverse ; cette zone, numérotée ici I1, s'étale sur environ 40 m, mais rappelons qu'elle comporte deux lacunes d'échantillonnage.

Dans la partie supérieure de la coupe, quatre zones de polarité se succèdent : normale (N1) sur 3,4 m, inverse (I2) sur 1 m, la seconde zone normale (N2) sur 4,4 m et enfin au sommet une zone inverse incomplète (I3) sur 2 m.

Chacune de ces zones de polarité concerne des sédiments de lithologies diverses. Par exemple, la courte zone inverse I2 est fondée sur cinq blocs orientés : un du sommet de la couche à vertébrés (marnes sableuses), trois du Calcaire de Sansan et un de la base des marnes jaunâtres. De même, la zone inverse sommitale I3 inclut le dernier site dans les marnes jaunâtres et les trois sites dans la molasse conglomératique. Soulignons également la présence de sites avec des directions intermédiaires lors des transitions de polarité entre certaines zones.

Cette succession de polarité peut être corrélée avec l'échelle des inversions géomagnétiques, d'une part par ses ressemblances avec une partie de cette échelle, et d'autre part à l'aide de l'âge du gisement. La faune de Sansan est connue depuis la première monographie publiée par E. Lartet en 1851. Sa richesse en grands et petits mammifères (80 espèces), ainsi que l'abondance des publications qui lui sont consacrées ont fait de ce gisement la localité de référence d'une zone mammalienne, MN 6. Son âge a été maintes fois discuté, le consensus quasi-unanime étant de lui attribuer un âge situé autour de 15 Ma (Mein, 1975, 1990 ; Ginsburg, 1975 ; Steininger *et al.*, 1990 et 1996 ; de Bruijn *et al.*, 1992 ; Aguilar *et al.*, 1994).

La figure 4 montre la corrélation proposée entre les magnétozones de Sansan et l'échelle géomagnétique de Cande & Kent (1995), la dernière en date. L'échelle géomagnétique du Miocène moyen comporte deux épisodes à polarité dominante inverse : l'un récent entre 12,40 — 12,99 Ma (Chron C5Ar), l'autre ancien entre 14,61 — 16,01 Ma (Chrons C5ADr + C5B). Les autres intervalles sont à polarité dominante normale. La corrélation qui semble la plus compatible avec l'âge biochronologique de la faune de Sansan est celle qui fait correspondre l'épaisse zone inverse I1 avec le Chron C5Br et les zones normales N1 et N2 avec le Chron C5Bn. La corrélation avec l'épisode récent à polarité inverse (Chron C5Ar) n'est pas envisageable, car cela induirait un âge voisin de 12,7 Ma pour la faune de Sansan ; une

Source : MNHN, Paris

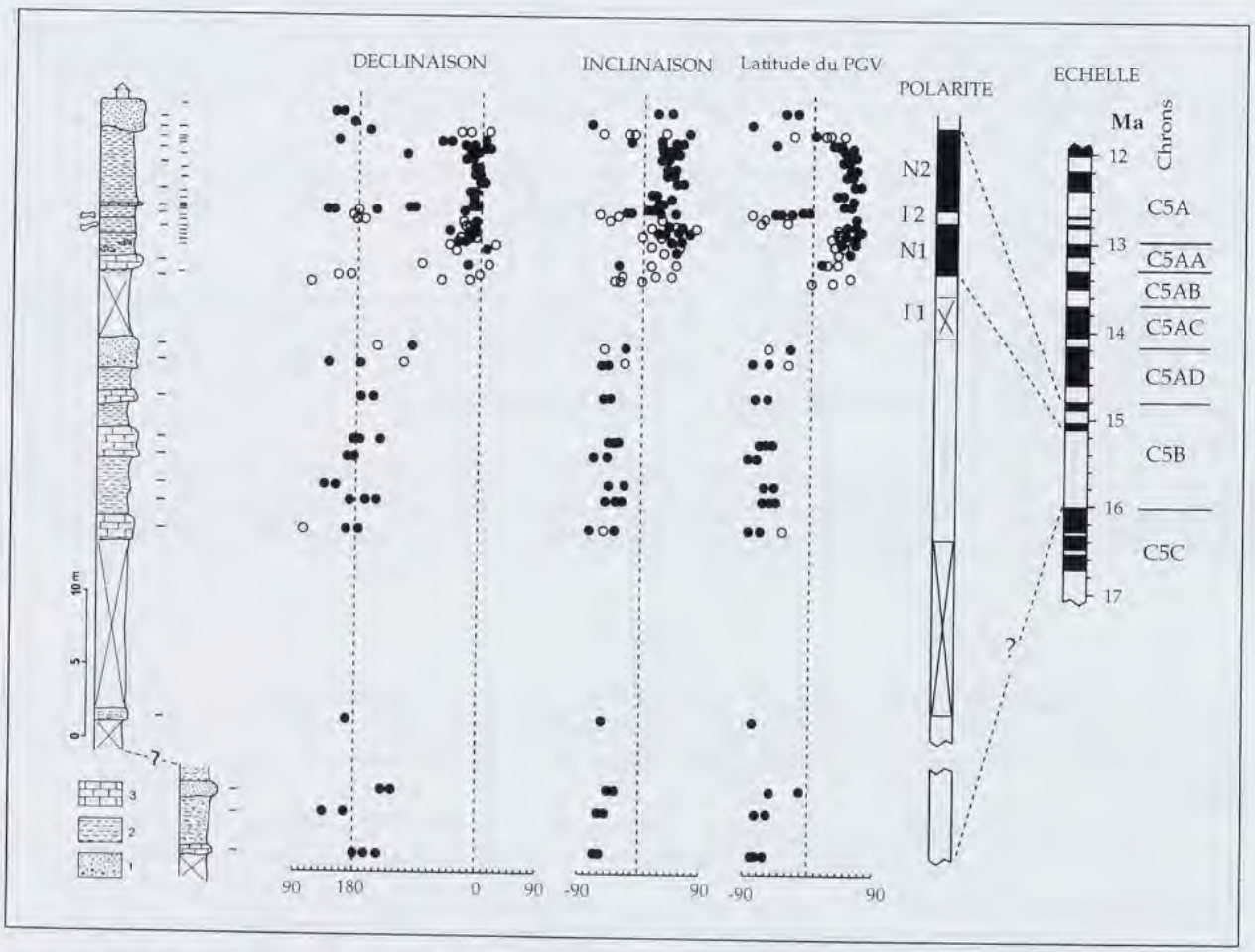


FIG. 4. — Lithostratigraphie de la coupe de Sansan et résultats paléomagnétiques obtenus sur 95 échantillons [déclinaison, inclinaison, latitude du pôle géomagnétique virtuel (PGV) et magnétozones]. Les traits à droite de la coupe indiquent les horizons échantillonnés en 1989 et 1990. Légende lithologique : conglomérats et sables (1), marnes et argiles (2), calcaires (3). Les valeurs de la déclinaison, de l'inclinaison et de la latitude du PGV sont indiquées pour chaque échantillon à la hauteur stratigraphique correspondante. Les échantillons retenus sont classés en trois catégories : passable (o), bonne et très bonne (™2). A droite de la figure, la succession des polarités de cette coupe est corrélée avec l'échelle des inversions géomagnétiques, qui est celle de CANDE & KENT, 1995.

FIG. 4. — Lithostratigraphic column of the Sansan Hill along its western slops against the paleomagnetic data [declination, inclination, latitude of the virtual geomagnetic pole (PGV) and magnetozones]. Small bars at the right side of the section indicate the horizons sampled in 1989 and 1990. Lithologic legend shows conglomerates and sands (1), clays and marls (2), and limestones (3). Values of declination, inclination and PGV are reported for 95 samples which were classified as moderate (o), good (™2) and very good (™2) quality. On the right side of this figure, the polarity succession of Sansan is correlated with the magnetic polarity time scale of CANDE & KENT, 1995.

telle hypothèse, incompatible avec le stade évolutif de nombreux taxons de mammifères, bouleverserait totalement la biochronologie continentale du Néogène européen.

La corrélation retenue dans ce travail, c'est-à-dire avec l'intervalle de C5ADr — C5Br, confère à cette coupe une durée entre 14,8 et 16,0 Ma au maximum. Les couches fossilifères se trouvent pour l'essentiel dans la première zone à polarité normale corrélée avec C5Bn.2n (15,03 — 15,15 Ma) et, à leur sommet, dans la courte épisode inverse corrélé avec C5Bn.1r (14,89 — 15,03 Ma). Cette corrélation attribue au gisement de Sansan un âge entre 15,0 et 15,2 Ma.

La corrélation proposée ci-dessus est également compatible avec les taux de sédimentation prévisibles dans les différentes lithologies de cette coupe. La figure 5 fait apparaître la variation de ce taux

Source : MNHN, Paris

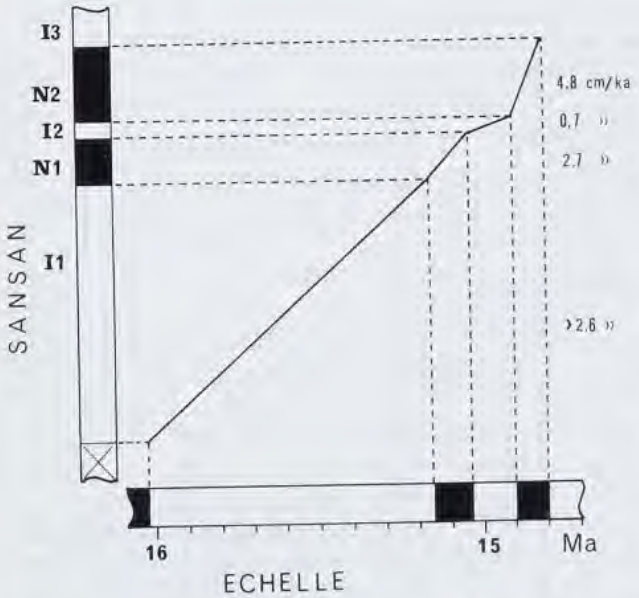


FIG. 5. — Comparaison entre les magnétozones de Sansan et l'échelle des inversions géomagnétiques (d'après CANDE & KENT, 1995), afin de mettre en évidence les variations du taux de sédimentation. Les taux calculés pour chaque magnétozone sont indiqués à droite de la figure.

FIG. 5. — Plot of the magnetozones from the Sansan section against the magnetic polarity time scale (bottom) of CANDE & KENT (1995). The sedimentation rates deduced from this correlation are indicated for each polarity zone at the right side of the figure.

dans diverses zones de polarité. La zone inverse I1 devrait avoir un taux de sédimentation supérieur à 2,6 cm/ka ; il serait de 2,7 cm/ka pour N1, de 0,7 cm/ka pour I2 et enfin de 4,8 cm/ka pour N2. Le faible taux de sédimentation de la courte zone inverse I2 s'explique par le fait qu'elle concerne essentiellement le Calcaire de Sansan. Il est bien connu que les dépôts carbonatés ont des taux bien plus faibles que les sédiments détritiques (SADLER, 1981 ; BOGGS, 1987). De même, le taux de sédimentation relativement important (4,8 cm/ka) calculé pour la zone normale N2 se justifierait par le caractère franchement détritique des marnes jaunâtres. Ces marnes indiquent un environnement sédimentaire apparemment fluviatile, tandis qu'un environnement lacustre ou marécageux prédomine dans les dépôts précédents. De telles différences de taux entre sédiments carbonatés et détritiques ont été observées dans d'autres bassins sédimentaires. Par exemple, les taux de sédimentation calculés dans les calcaires marneux de Limni (Eubée, Grèce) varient de 1,1 à 5,6 cm/ka, tandis que les sédiments fluviatiles de Samos (Grèce) ont donné des taux allant de 9,2 à 12,8 cm/ka (SEN, 1988).

DISCUSSION SUR L'ÂGE DE LA ZONE MN 6

KRIJGSMAN *et al.* (1994) ont présenté une étude très détaillée de la magnétostratigraphie des sections d'Armantes et d'Aragon dans le bassin de Calatayud-Teruel en Espagne. De nombreux gisements de mammifères datés de MN 4 à MN 7+8 sont situés sur ces sections et d'autres leur sont corrélés. KRIJGSMAN *et al.* (1994) ont obtenu des âges notablement plus jeunes que ceux admis jusqu'à présent pour des gisements attribués aux zones MN 4, MN 5, MN 6 et MN 7+8. D'après cette étude, et à partir de la biochronologie fondée sur les faunes de rongeurs de ce bassin, l'âge des limites des zones MN concernées serait comme suit : MN 4/MN 5 à 14.1 Ma ; MN 5/MN 6 entre 13.8-13.9 Ma ; MN 6/MN 7+8 entre 12.7-13.0 Ma. Ces âges sont considérablement plus jeunes que ceux proposés par STEININGER *et al.* (1990 et 1996). Par exemple, pour ces derniers auteurs, l'âge de la limite MN 5/MN 6 serait de 16,1 Ma, et pour la limite MN 6/MN 7-8 de 13,6 Ma. Les âges donnés par STEININGER *et al.* sont déduits des corrélations des gisements de mammifères du sud de l'Espagne et de la France avec la stratigraphie marine de la Méditerranée et des corrélations des gisements d'Europe centrale et orientale avec les étages de la Paratéthys. Ils ont également utilisé les datations radiométriques disponibles en rapport avec les gisements de mammifères (Belchatow, Gemerek, Dumlupinar, Steinberg, Goldberg et Yeni Eskihisar). La figure 6 résume et compare les calibrages proposés par STEININGER *et al.* (1996) et KRIJGSMAN *et al.* (1994) pour des zones MN du Miocène inférieur et moyen.

Source : MNHN, Paris

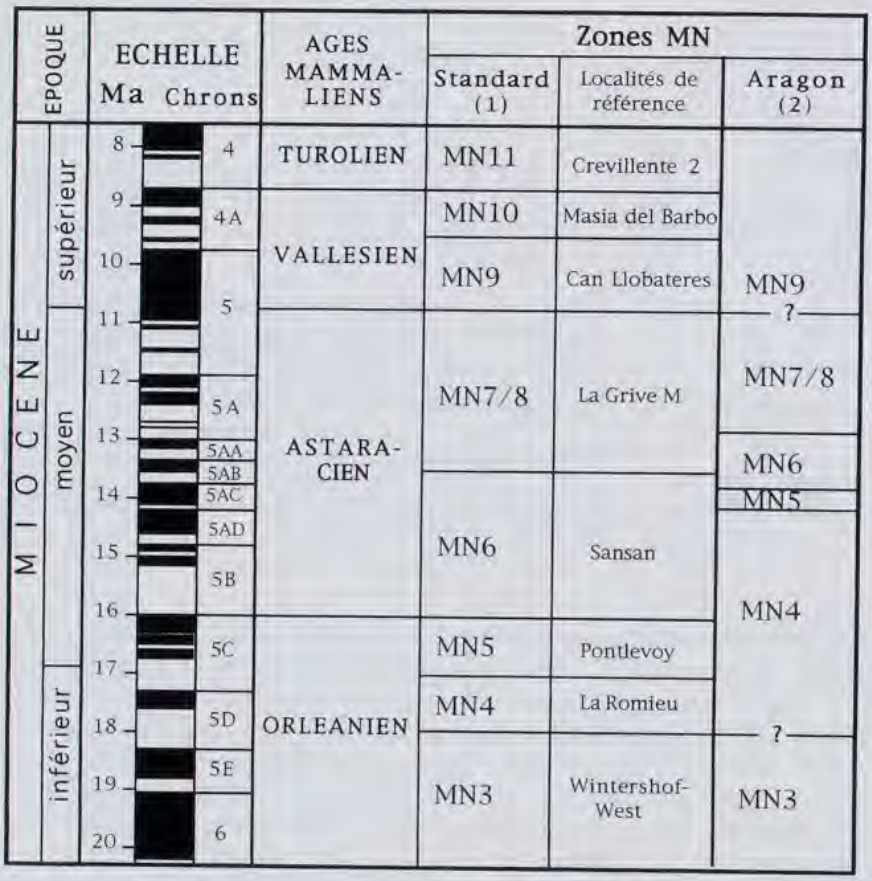


FIG. 6. — Comparaison des âges proposés pour les limites des zones MN du Miocène inférieur et moyen, (1) d'après STEININGER *et al.* (1996) et (2) d'après KRIJGSMAN *et al.* (1994). Notons les différences majeures concernant l'âge et la durée des zones entre MN 4 et MN 7+8.

FIG. 6. — Comparison of ages for MN zone boundaries in the early and middle Miocene according to (1) STEININGER et al. *(1996) and (2) KRIJGSMAN* et al. *(1994). Note the great differences in the age and the duration of the zones MN 4 to MN 7+8.*

Dans la magnétostratigraphie de la coupe d'Aragon, la zone MN 6 doit être corrélée avec l'intervalle de C5Ar et C5ACn (KRIJGSMAN *et al.*, 1994) ; d'après cette étude sa base est datée de 13,8-13,9 Ma et son sommet de 12,7-13,0 Ma. Dans l'échelle des inversions géomagnétiques (CANDE & KENT, 1995), la période située entre 13,0 et 14,6 Ma est dominée par des chrons à polarité normale. Les polarités essentiellement inverses obtenues dans la coupe de Sansan ne peuvent pas être corrélées avec cet intervalle. En revanche, la période entre 14,6 et 16,0 Ma de l'échelle géomagnétique, de polarité inverse avec deux courtes zones normales, est compatible avec les magnétozones de la coupe de Sansan. C'est cette corrélation qui a été envisagée dans la présente étude. Ceci implique que les faunes attribuées à la zone MN 6 dans le bassin de Calatayud-Teruel sont en fait plus récentes que celle de Sansan.

La corrélation des faunes du Miocène inférieur et moyen de l'Espagne centrale avec les zones MN est sujette à controverses parmi les paléontologues. La raison principale est que ces faunes renferment de nombreux éléments inconnus dans d'autres régions de l'Europe. Les gisements du bassin de Calatayud-Teruel sont essentiellement connus par leurs faunes de rongeurs (VAN DER MEULEN & DAAMS, 1992), dont les plus riches, attribués à la zone MN 6, sont Las Planas 5B et Manchones-1. A Sansan, les rongeurs sont représentés par 20 espèces appartenant à 17 genres. A Las Planas 5B, on dénombre 9 espèces et 7 genres, et à Manchones-1 10 espèces et 9 genres. Il est évident que les associations de rongeurs dans le bassin de Calatayud-Teruel sont bien moins diversifiées qu'à Sansan. D'autres localités d'âge MN 6 du sud de la France et d'Europe centrale ont également livré des faunes plus diversifiées que celles du bassin de Calatayud-Teruel, comme cela a été déjà noté par AGUILAR (1981) et AGUILAR & MICHAUX (1990). D'autre part, les rongeurs de Sansan présentent 6 genres et 4 espèces en commun avec Las Planas 5B, et 6 et 3 respectivement avec Manchones 1. Cette comparaison montre que l'usage des zones MN pour les gisements de Calatayud-Teruel n'est pas aisé et leur corrélation avec des gisements de France et d'Europe

Source : MNHN, Paris

centrale se heurte à des problèmes biogéographiques. Des analyses quantitatives des ressemblances entre les faunes de rongeurs du sud de la France et de l'Espagne centrale ont conduit AGUILAR & MICHAUX (1990 : 322) à conclure que « Correlations are tentative and precision is not very high because the two areas do not hold strictly similar faunas ».

Un autre argument en faveur d'une différence chronologique entre Sansan et les gisements attribués à MN 6 dans le bassin de Calatayud-Teruel nous est fourni par la signification environnementale des faunes de mammifères. VAN DER MEULEN & DAAMS (1992) ont démontré l'existence d'un changement radical dans la composition des faunes au cours du Miocène moyen en Espagne centrale, avec un passage rapide des faunes dominées par les Gliridae et Eomyidae à des faunes dominées par des Cricetidae. Ceci signifierait une modification drastique des milieux, forestiers et humides au début du Miocène moyen, mais ouverts et secs plus tard. Dans la biozonation du bassin de Calatayud-Teruel, ce changement se produit durant la biozone E, mis en corrélation avec MN 5 ; il est daté de 14,1 Ma à l'aide de la magnétostratigraphie (KRIJGSMAN *et al.*, 1994). Cette date est compatible avec les données isotopiques obtenues dans des carottes océaniques selon lesquelles une dégradation climatique se produit autour de 14 Ma (FLOWER & KENNETH, 1993). Si la zone MN 6 est postérieure à cet événement, les faunes MN 6 de France et d'Europe centrale devraient indiquer des environnements ouverts et secs. Ceci n'est pas le cas. Aussi bien la faune de référence de cette zone (Sansan) que celles du sud de la France (Luc/Orbieu, Castelnou 6, Veyran) et d'Europe centrale (Goldberg, Göriach, Neudorf, Sandelzhausen, Steinberg, etc.) (voir AGUILAR, 1981 ; AGUILAR & MICHAUX, 1990 ; AGUILAR *et al.*, 1994 ; HEISSIG, 1990 ; FEJFAR, 1990) sont des faunes relativement bien diversifiées, souvent riches en Gliridae et autres taxons indicatifs des milieux à végétation dense et relativement humides. Une synthèse paléoenvironnementale des faunes de rongeurs d'Europe occidentale a conduit AGUILAR & MICHAUX (1990 : 330) à constater que « biostratigraphic data show that these events are not all synchronous » entre la France et l'Espagne centrale.

Après ces observations, on est en droit de se demander si les zones MN du Miocène moyen, en particulier MN 5 et MN 6, ont bien la même signification dans leurs gisements de référence (respectivement Pontlevoy-Thenay et Sansan) et en Espagne centrale. Ou bien, ne seraient-elles pas en réalité décalées chronologiquement du fait de l'immigration tardive des éléments « communs » dans la seconde région ?

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les observations présentées dans cette étude confirment et complètent les connaissances sur la stratigraphie de la coupe de Sansan. Il apparaît que les restes de vertébrés se trouvent accumulés dans une succession de plusieurs couches d'argiles et de marnes dont l'épaisseur totale approche 1,5 m, le tout situé immédiatement sous le Calcaire de Sansan.

L'étude magnétostratigraphique d'une section de 42 m, avec cependant deux lacunes d'échantillonnage, a permis d'obtenir une succession de cinq zones de polarité, une épaisse zone inverse sur les 2/3 inférieurs de la coupe et quatre courtes zones en alternance dans la partie supérieure. Les couches fossilifères sont essentiellement de polarité normale, sauf quelques dizaines de centimètres à leur sommet à polarité inverse. Autrement dit, les couches fossilifères ont été déposées en partie lors d'une transition de polarité qui est corrélée ici avec la transition C5Bn.2n — C5Bn.1r dont l'âge est, d'après CANDE & KENT (1995) de 15,03 Ma. Bien qu'il soit difficile d'estimer avec précision la durée de dépôt des couches à vertébrés, il paraît probable, au vu des taux de sédimentation obtenus, qu'elle pourrait avoisiner cent mille ans.

Cette étude magnétostratigraphique de Sansan est la première de ce type sur un gisement à mammifères du Miocène moyen en France. Ailleurs en Europe, la seule étude magnétostratigraphique, en rapport avec des gisements de mammifères du Miocène moyen, est celle de KRIJGSMAN *et al.* (1994) qui concerne les coupes d'Aragon et d'Armantes en Espagne centrale. Ses implications chronologiques ont été discutées ci-dessus.

Source : MNHN, Paris

Cette étude a été effectuée à Sansan dans le cadre d'un programme destiné à étudier la magnétostratigraphie du Néogène continental du Gers. Dans ce but, d'autres sections ont également été échantillonnées. Les principaux gisements concernés sont Montréal-du-Gers, Pellécahus et La Romieu. On peut donc espérer obtenir à terme une trame magnétostratigraphique pour le Miocène du Gers qui pourrait contribuer à la chronologie de ces gisements de mammifères.

REMARQUE

Depuis que la présente note a été acceptée pour publication, KRIJGSMAN *et al.* (1996, *Earth and Planetary Sciences Letters*, **142** : 367-380) ont publié une nouvelle étude concernant la magnétostratigraphie du Miocène continental en Espagne. Les données nouvelles leur permettent de proposer de nouveaux calibrages pour les limites des zones MN 4 et MN 5, sensiblement différents de ceux de 1994. En ce qui concerne la zone MN 6, ils datent sa limite inférieure de 13,75 ± 0,03 Ma et sa limite supérieure de 12,75 ± 0,25 Ma. Ces âges sont à peu près identiques à ceux proposés par les mêmes auteurs en 1994 et restent incompatibles avec l'âge obtenu pour Sansan, qui est la localité de référence de cette zone.

REMERCIEMENTS

Le travail de terrain a été financé par le Laboratoire de Paléontologie du Muséum et le Musée d'Histoire naturelle de Toulouse. Francis DURANTHON nous a fait bénéficier de son organisation efficace lors de la campagne de fouille de 1990. L'étude paléomagnétique a été effectuée au Laboratoire de Paléomagnétisme de l'IPG, Paris, dirigé par Vincent COURTILLOT. Les critiques de Lucien DALY ont permis d'améliorer la présentation de cette note.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGUILAR, J.P., 1981. — *Évolution des rongeurs miocènes et paléogéographie de la Méditerranée occidentale*. Thèse d'Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 203 p.

AGUILAR, J.P. & MICHAUX, J., 1990. — A paleoenvironmental and paleoclimatic interpretation of a Miocene rodent faunal succession in Southern France. Critical evoluation of the use of rodents in paleoecology. *Paléobiologie continentale*, Montpellier, **16** : 311-327.

AGUILAR, J.P., CALVET, M. & MICHAUX, J., 1994. — Les rongeurs de Castelnou 6 (Pyrénées-orientales, France) et les corrélations entre les faunes ibériques et françaises au Miocène moyen. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart, **192** (1) : 109-131.

BAUDELOT, S., 1974. — *Étude des chiroptères, insectivores et rongeurs du Miocène de Sansan (Gers)*. Thèse d'Etat, Université Paul Sabatier, Toulouse, n° 496, 364 p., 90 fig., 16 pl.

BOGGS, S., 1987. — *Principles of sedimentology and stratigraphy*. Merrill Publ. Comp., Columbus, 784 p.

BRUIJN, H. de, DAAMS, R., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P. & MORALES, J., 1992. — Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy*, **26** (2/3) : 65-118.

CANDE, S.C. & KENT, D.V., 1995. — Revised calibration of the geomagnetic polarity timescale for the late Cretaceous and Cenozoic. *Journal of Geophysical Research*, **100**, B4 : 6093-6095.

CROUZEL, F., 1957. — Le Miocène continental du bassin d'Aquitaine. *Bulletin du Service de la Carte géologique de France*, Paris, **54**, no 248 : 1-264, 62 fig., 1 carte.

FEJFAR, O., 1990. — The Neogene VP sites of Czechoslovakia : A contribution to the Neogene terrestric biostratigraphy of Europe based on rodents. *In* : E.H. LINDSAY *et al.* (Eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, N.Y., NATO ASI ser. A 180 : 211-236.

Source : MNHN, Paris

FLOWER, B.P. & KENNETT, J.P., 1993. — Middle Miocene ocean-climate transition : high resolution oxygen and carbon isotopic records from Deep Sea Drilling Project Site 588A, southwest Pacific. *Paleoceanography*, **8** : 811-843.

GINSBURG, L., 1975. — Une échelle stratigraphique continentale pour l'Europe occidentale et un nouvel étage : Orléanien. *Bulletin des Naturalistes de l'Orléanais*, Orléans, 3, **18** : 1-11.

GINSBURG, L., 1990. — Faunas and stratigraphical subdivisions of Orleanian in the Loire basin (France). *In* : E.H. LINDSAY *et al.* (Eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, N.Y., NATO ASI ser. A 180 : 157-176.

HEISSIG, K., 1990. — The faunal succession of the Bavarian Molasse reconsidered. Correlation of the MN5 and MN6 faunas. *In* : E.H. LINDSAY *et al.* (Eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, N.Y., NATO ASI ser. A 180 : 181-192.

KRIJGSMAN, W., LANGEREIS, C.G., DAAMS, R. & MEULEN, A. VAN DER, 1994. — Magnetostratigraphic dating of the middle Miocene climate change in the continental deposits of the Aragonian type area in the Calatayud-Teruel basin (Central Spain). *Earth and Planetary Science Letters*, Amsterdam, **128** : 513-526.

LARTET, E., 1851. — *Notice sur la colline de Sansan, suivie d'une récapitulation des diverses espèces d'animaux vertébrés fossiles*. J.-A. Portes, Impr. de la Préfecture, Auch, 45 p., 1 pl.

MEIN, P., 1975. — Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. *In* : J. SENES (ed.), *Report on activity of R.C.M.N.S. Working Group* : 78-81.

MEIN, P., 1990. — Updating of MN zones. *In* : E.H. LINDSAY *et al.* (Eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, N.Y., NATO ASI ser. A 180 : 73-90.

SADLER, P.M., 1981. — Sediment accumulation rates and completeness of the stratigraphic record. *Journal of Geology*, Chicago, **89** : 569-584.

SEN, S.,1988. — Magnétostratigraphie et taux de sédimentation : quelques données sur les dépôts fluviatiles, lacustres et marins du Néogène méditerranéen. *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, (8), IV, **1** : 161-166.

STEININGER, F.F., BERNOR, R.L. & FAHLBUSCH, V., 1990. — European Neogene marine/continental chronologic correlations. *In* : E.H. LINDSAY *et al.* (Eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York, NATO ASI ser. A, 180 : 15-46.

STEININGER, F.F., BERGGREN, W.B., KENT, D.V., BERNOR, R.L., SEN, S. & AGUSTI, J., 1996. — Circum Mediterranean Neogene (Miocene and Pliocene) marine-continental chronologic correlations of European mammal units. *In* : R. BERNOR, V. FAHLBUSCH & H.W. MITTMANN (eds), *The evolution of western Eurasian Neogene Mammal faunas*, Columbia University Press, N.Y. : 7-46.

VAN DER MEULEN, A. & DAAMS, R., 1992. — Evolution of early-middle Miocene rodent faunas in relation to long-term palaeoenvironmental changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam, 93 : 227-253.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

5

Rôles respectifs de la sédimentation et de la diagenèse dans la constitution du gisement de vertébrés de Sansan

Jean-Claude PLAZIAT & Frédéric BALTZER

Université Paris-Sud, Département des Sciences de la Terre
CNRS UMR / EP 1748
Bâtiment 504, F-91405 Orsay Cedex

RÉSUMÉ

Une nouvelle interprétation des conditions de formation et de préservation du gisement de Sansan est proposée à partir de l'étude de la fouille de 1990 et d'un échantillonnage qui complètent les travaux antérieurs, depuis la première description de LARTET (1851). La morphologie en creux du substratum et la nature marneuse des dépôts fossilifères, riches en ostracodes, planorbes, limnées et Hélicidés suggèrent un dépôt de lac. Cependant, une étude granulométrique comparant les niveaux à vertébrés aux dépôts molassiques sus-jacents, la présence de graviers, le déplacement de certains restes osseux et de coquilles, sont plus en accord avec une alimentation épisodique par des crues dans un diverticule ou bras mort en communication permanente avec le réseau fluviatile. Le maintien sous l'eau est déterminant pour la fossilisation, jusqu'à l'émersion finale marquée par une pédogenèse discrète qui se manifeste par un banc de calcaire très dur, formé à partir de dépôts littoraux boueux, lithifiés bien après leur enfouissement. La nature argileuse des dépôts et cette diagenèse relativement tardive ont joué un rôle majeur dans la préservation du gisement, en empêchant depuis le Miocène moyen les circulations d'eaux oxydantes traversant les dépôts perméables de la plaine d'inondation fluviatile sus-jacente. Le gisement de Sansan apparaît donc comme un gisement fluviatile, alimenté en restes de vertébrés par les crues, dans un site latéral protégé de la violence du courant par des bancs de sable et de graviers, où les restes flottés d'animaux et de végétaux ont été apportés par des contre-courants tourbillonnaires et se sont décantés.

ABSTRACT

Respective roles of sedimentation and diagenesis in the history of the molassic vertebrate site of Sansan

This reconstruction of the circumstances which led to an exceptionally rich accumulation of vertebrate remains at Sansan and to its preservation, is based both on a sedimentological study of samples from the 1990 excavation and on a review of the invaluable literature including the first description by LARTET (1851). The topographical data obtained by the former excavators demonstrated that the Sansan fossil-bearing deposits had a concave, several metres deep morphology. These marly sediments are rich in ostracodes, planorbids, lymnaeids and helicids, and suggest slack waters in a lacustrine environment. However, a study of the

PLAZIAT, J-C & BALTZER, F., 2000. — Rôles respectifs de la sédimentation et de la diagenèse dans la constitution du gisement de vertébrés de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 83-108. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

grain-size distribution of the fossiliferous layers and their unfossiliferous alluvial cover (flood plain mudstones, sandy and gravelly channel fills), corroborated by the occurrence of sparse gravels, reworked, eroded bones and broken shells, rather support the hypothesis of a slack-water slough, lateral to the main channel of a sinuous river and protected by sands and gravel banks. A permanent connection with the main river channel would explain the constant abundance of freshwater molluscs, and the presence of fine particles and occasional gravels delivered by floods with terrestrial shells, fragmented subaquatic gastropods and floating carcasses. The prevailing hydrodynamic conditions were that of a calm site but the impressive influx of vertebrate and invertebrate remains required a very effective mechanism. We suggest that the eddying counter-currents developing during floods would have drifted organisms from the turbulent, major channel into a calm back-water. Subaquatic deposition and phreatic diagenesis favoured the initial preservation of fossils. The completion of the filling of this depression is recorded by a littoral pseudo-sand made of mud-grains, modified by slight pedogenetic alterations (fine root-traces, desiccation cracks) and presently lithified. An intense compaction of the mud-grains suggests that this lithification occurred after burial. The argillaceous matrix of the fossil beds and this efficient diagenetic barrier probably played a major part in the preservation of fossils : water circulations were limited by this cover during the post-depositional and erosional stages from Neogene to Present. The Sansan vertebrates site (« bonanza ») is interpreted as a result of the exceptional coincidence of hydrodynamic conditions trapping floating carcasses during repeated floods with a local diagenetic evolution favouring durable preservation of mineralized bones.

INTRODUCTION

La grande abondance et la diversité des fossiles récoltés pendant un siècle et demi dans le gisement de Sansan suscitent encore des questions auxquelles une étude sédimentologique peut apporter des éléments de réponse : cette richesse est-elle due à un environnement de dépôt exceptionnel, à un événement catastrophique ou à des conditions de fossilisation et de préservation particulières ?

Une étude de la géométrie du gisement, des caractéristiques sédimentaires des dépôts fossilifères et de leurs particularités diagénétiques a été menée à partir d'un échantillonnage limité, réalisé à la demande de L. GINSBURG par J.C. PLAZIAT. L'étude de terrain au cours de la campagne de fouilles de juillet 1990 (matériel prélevé sur le front d'exploitation rafraîchi — fig. 1 et fig. 15-1) a été suivie d'une analyse granulométrique interprétée par F. BALTZER et de l'étude de lames minces et de résidus de lavage par J.C. PLAZIAT.

Ces résultats entièrement nouveaux aident à formuler de nouvelles hypothèses mais nous ne négligerons pas les observations apportées par les fouilles antérieures, depuis celles publiées par LARTET en 1851, et qui fournissent des informations irremplaçables sur l'organisation des dépôts de l'ensemble de la colline, à une échelle permettant de mieux situer le gisement dans son contexte régional.

LES DONNÉES ACQUISES PENDANT LES FOUILLES ET LES RECHERCHES ANTÉRIEURES

Depuis la découverte du gisement par Édouard LARTET, en 1834, de nombreux chercheurs ont fouillé la colline de Campané, sur son flanc sud et surtout sur son flanc nord couronné par la maison, propriété du Muséum de Paris (CROUZEL, 2000, cet ouvrage). Les rapports et publications font état de termes lithologiques variés, décrivant les couches fossilifères :

— calcaire lacustre (LARTET, 1836),
— banc calcaréo-marneux (PRÉVOST, 1846),
— marne avec massifs, plaques tabulaires et rognons de calcaire compact (LARTET, 1851),
— calcaire à structure compacte (*ibid.*),
— marne argileuse (*ibid.*),
— amas détritique de coquilles agglutinées par la marne (*ibid.*),
— concrétions marneuses et galets marneux avec graviers quartzeux (*ibid.*),
— dépôt (argileux) de couleur violette (FILHOL, 1891),
— calcaire marneux carié (*ibid.*),

Source : MNHN, Paris

— marne blanche ou ligniteuse (DOLLFUS, 1915),
— molasse noduleuse à gros ossements (*ibid.*),
— argile verte, argile grise (VIRET, 1939),
ou encore : marne à structure schistoïde sans fossile (LARTET, 1851) = argile à tuile (VIRET, 1939) = marnes jaunes azoïques (BAUDELOT, 1972) pour les couches du toit du gisement.

La diversité de cette terminologie n'est pas due seulement à la complexité particulière du gisement ; elle reflète l'imprécision du vocabulaire des paléontologues et des géologues en matière de dépôts sédimentaires, surtout lorsqu'il s'agit de descriptions de terrain sans analyse pétrographique.

On s'est donc habitué à parler du « calcaire de Sansan » (niveau 9 de CROUZEL, 1956 ; voir notre figure 1c) pour l'ensemble des dépôts dits par ailleurs « détritiques » et « lacustres », incluant le gisement de vertébrés pourtant meuble, c'est-à-dire marneux.

On a aussi associé la malacofaune du calcaire sableux à Unios de Seissan (fluviatile) aux mollusques terrestres et d'eau stagnante de Sansan, sous la dénomination globale de « faune du calcaire de Sansan » (NOULET, DUPUY, DE BOISSY *in* LARTET, 1851 ; BOURGUIGNAT, 1881 ; DOLLFUS, 1915).

La notice de LARTET (1851) sur la colline de Sansan nous fournit les données les plus complètes et les plus explicites, résumées dans une figure que nous reproduisons en modifiant uniquement les figurés de faciès (fig. 1A). Cette coupe schématique montre bien le caractère lenticulaire des dépôts, qui explique la différence entre les deux flancs de la colline. Les fouilles du siècle dernier ayant largement entamé le relief, la série exploitée a nécessairement évolué.

DOLLFUS (1915) rend compte de certaines variations d'épaisseur et donne un aperçu du relief longtemps après les fouilles de FILHOL (fig. 1 B). La coupe de la dernière fouille, sous la direction de L. GINSBURG et F. DURANTHON, après décapage mécanique des anciens déblais, se situe sur le flanc nord, dans la position de la couche 2 de cette figure, en contrebas de la maison. Le recul du front nord de l'exploitation, estimé à plus de 30 m par CROUZEL (cet ouvrage, fig. 1), peut expliquer les nettes différences que nous relevons par comparaison avec la coupe de LARTET observée vers 1850, plutôt que des divergences d'interprétation. En effet, la fiabilité de cette coupe, levée par un avocat, à une époque où la rigueur n'est pas fréquente, nous paraît tout à fait remarquable, attestée par la précision des descriptions lithologiques qui permettent de reconnaître chaque terme encore visible. La disparition des couches Ca et Cd et le développement corrélatif du terme Cc (marnes coquillières riches en ossements de taille moyenne) nous semble résulter uniquement de la variabilité latérale de la série. Par exemple, le calcaire Cb, justement qualifié de « marbre d'eau douce » pour sa dureté et le poli qu'il est susceptible d'acquérir, est aujourd'hui situé au toit du gisement alors qu'il était surmonté par un niveau métrique de marnes à rognons de calcaire (Ca), fossilifères. Le texte de la notice ne parle pas de cette couche, ce qui pourrait être interprété comme une divergence, c'est-à-dire une erreur du dessin, si les détails fournis par la légende n'étaient aussi précis. Un seul mystère persiste : les mollusques « aquatiques » indiqués étaient-ils de milieu de vie lacustre (planorbes, limnées) ou fluviatile (unios, Mélaniens) ? Nous verrons que cette lithologie suggère plutôt un dépôt de type lacustre.

Dès 1851, LARTET souligne que l'identification du milieu de dépôt où sont concentrés une si grande abondance de restes de vertébrés pose un problème délicat : cet « accident » peut être interprété, à son avis, comme un dépôt « au fond d'un marais ou, si l'on veut, d'un petit lac », ou bien, comme d'autres scientifiques (non identifiés) le lui ont suggéré, dans un « remous » du bassin fluviatile, sans émersion (c'est lui qui souligne). Les auteurs ultérieurs parlent de lac, sans exclure un marais, par opposition aux eaux courantes dont les coquilles d'Unios et de Melaniidés sont localement préservées par des encroûtements calcaires d'origine cyanobactérienne (oncolithes) (CROUZEL, 1982).

L'argumentation est donc implicitement fondée sur la nature des sédiments (boue susceptible d'évoluer en marne ou en calcaire à grain fin) et sur la faune de mollusques : les mollusques terrestres, dominés par les Hélicidés, sont associés dans les couches à ossements à d'innombrables coquilles et débris de coquilles de Pulmonés d'eau stagnante : limnées et planorbes. Par exemple, DOLLFUS (1915) parle des « calcaires de Sansan à *Helix larteti* » mais souligne qu' « à Sansan, on est sur le bord d'une mare

Source : MNHN, Paris

tranquille avec des *Limnea, Pupa, Helix* et toute une population de petits mollusques flottés, apportés par un affluent bien calme ».

Mare, lac, delta lacustre, marais ou chenal fluviatile ? Telle est la gamme des environnements de dépôt envisagés. Cependant, à cette vision globale, nous préférons une interprétation couche par couche, en tenant compte non seulement de leur géométrie et de leur composition mais aussi des traces de pédogenèse et de la diagenèse qui ont conditionné la préservation des fossiles après leur enfouissement.

LA CONSTITUTION INITIALE DU GISEMENT : LE POINT DE VUE SÉDIMENTOLOGIQUE

La Géométrie du gisement

Nous devons partir des observations de Lartet (1834-1851) qui mettent en évidence une forme en cuvettes emboîtées de tailles différentes (fig. 1A).

— « l'assise inférieure du dépôt ossifère » est une « marne » (D) à Hélicidés et autres gastéropodes terrestres, déposée en nappe dans une profonde dépression limitée vers le sud. Cette couche très particulière (« sorte d'horizon géognostique ») s'oppose aux dépôts lenticulaires de la molasse fluviatile sous-jacente (conglomérat, grès, limons de crue plus ou moins calcaires) dont le litage est conforme au très faible pendage régional vers le NO (Dollfus, 1915, p. 337). Il ne faut pas prendre la forte dénivellation du dessin pour la pente exacte du flanc de la cuvette puisque Lartet dit qu'il ne s'agit que d'un schéma où « le relief proportionnel du mamelon principal a été exagéré », mais on peut raisonnablement admettre les relations d'emboîtement des couches à ossements dans une dépression profonde de plusieurs mètres (5 à 10 m), nappée à la base par la couche à Hélicidés dont l'absence d'ossements et de mollusques aquatiques fait penser à un dépôt terrestre à végétation herbacée inondable.

— Le niveau (Ce) de « marne » à conglomérat de graviers quartzeux, galets marneux et « concrétions marneuses » (nodules pédologiques ou plus tardifs) qui surmonte partout la « marne » à Hélicidés doit être rattaché à celle-ci du point de vue morphologique. Il s'agit d'un niveau plus grossier, qui nappe la même cuvette, mais contient les premiers ossements de grands herbivores. La notion de « marne », comme pour la couche précédente, doit être prise dans le sens d'un dépôt plus fin qu'un sable et faiblement induré. Nous préférons le terme de limon (limon de crue) qui s'accorde mieux avec l'existence de lentilles conglomératiques. L'ensemble s'inscrit dans une sédimentation fluviatile de type molassique (cf. Plaziat *et al.*, 1987). Le transport et l'accumulation des restes de mammifères suggèrent aussi un hydrodynamisme fluviatile fort, probablement très temporaire.

— Le reste du niveau C comporte une alternance de couches marneuses fossilifères et, semble-t-il, de couches sans restes de vertébrés ni mollusques : les « calcaires marneux compacts » (Cf). Le caractère fortement lenticulaire est certainement exagéré par le choix de l'échelle verticale : n'oublions pas que ce sont des couches épaisses de quelques décimètres qui disparaissent en plusieurs dizaines de mètres. Sur le front d'exploitation de 1990, on pouvait observer une telle morphologie en creux au niveau du banc de calcaire (notre [7] de la figure 2A) qui sépare les marnes fossilifères des limons jaunâtres azoïques : 1 mètre de différence d'altitude sur une quinzaine de mètres de long, sans trace apparente d'érosion. La couche marneuse sous-jacente, délimitée par un lit noir basal, varie aussi rapidement : de 0,55 à 0,75 m d'épaisseur en 6 m de distance. Il faut donc considérer ces couches lenticulaires comme des couches sédimentaires déposées dans les morphologies en creux résultant plus du relief du dépôt précédent que d'une érosion localisée.

— La lentille (Cd) caractérisée par Lartet comme un « amas détritique de coquilles » avait déjà disparu au temps de la visite de Dollfus (1915) (fig. 1B). Les coquilles terrestres variées étaient associées à des coquilles d'eau stagnante ; il est donc assuré qu'il s'agit d'un dépôt subaquatique, comme la couche suivante (Cc), plus ou moins riche en helix, limnées et planorbes, qui semble correspondre aux couches [3] à [6] des coupes actuelles (fig. 2).

Source : MNHN, Paris

— Le petit banc de calcaire (Cb) est le meilleur repère de la série (notre [7]). Il permet de montrer que la « marne à nodules calcaires » (Ca) était, elle aussi, lenticulaire. Au niveau du front de taille de 1990, comme dans les coupes de VIRET (1939) et même de FILHOL (1891), elle a disparu, l'épaisseur correspondante devant être remplacée par un plus grand développement de la base des limons jaunâtres [8], assez litée, (B de LARTET), sans ossements ni coquilles.

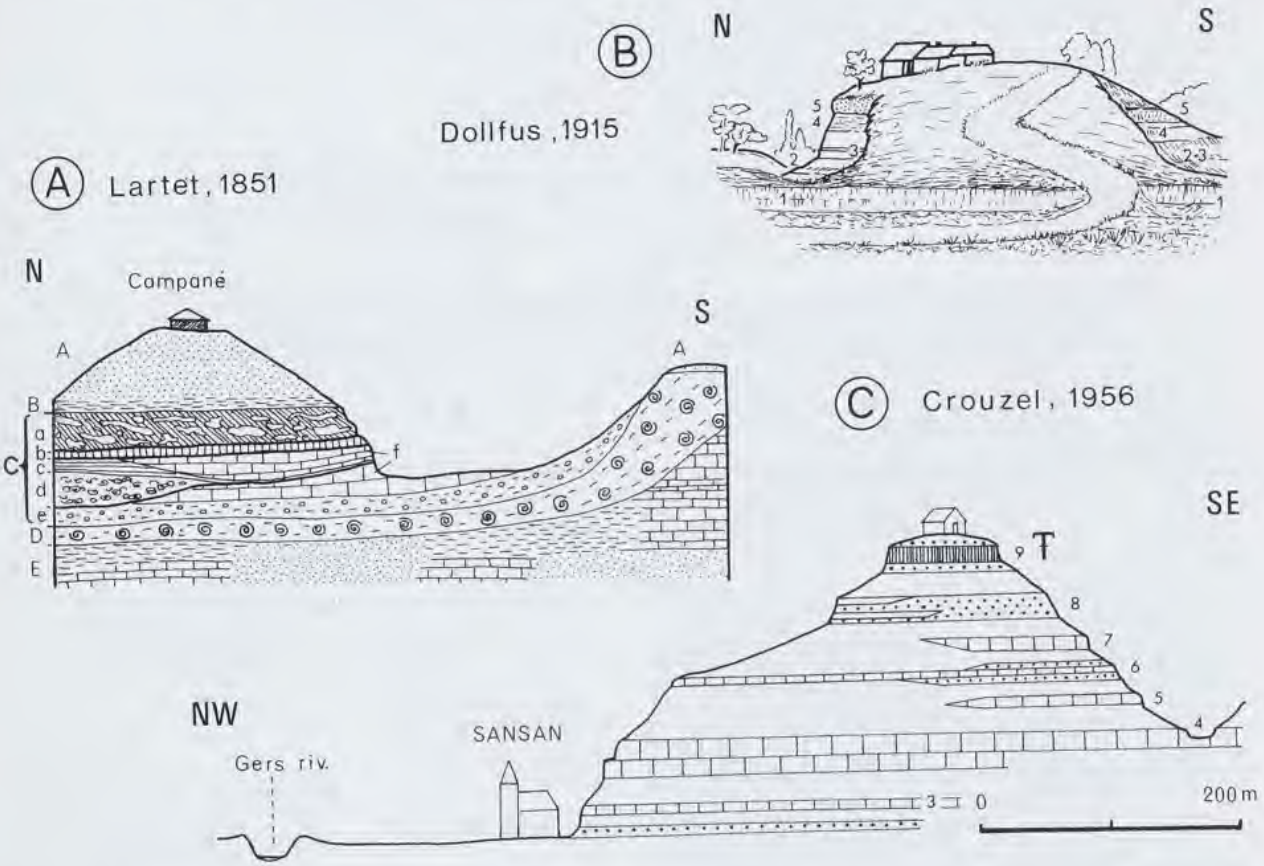


FIG. 1. — **A** : Coupe de LARTET (1851) dont seuls les figurés lithologiques ont été modifiés pour mieux répondre aux conventions modernes. Les lettres utilisées par LARTET sont respectées et utilisées dans notre texte, parallélisées avec la numérotation de notre figure 2 (ex. : Cb = [7]). Noter que « le relief proportionnel du mamelon principal a été exagéré afin de rendre plus distincte la disposition et l'épaisseur relatives des couches diverses dont se compose le dépôt ossifère ». **B** : Le gîte de Sansan, d'après la figure 1 de DOLLFUS (1915). La numérotation des couches est celle de DOLLFUS. Le niveau 3 du « gisement au Nord » correspond avec certitude à notre n° [7] (« marne calcaire dure, argileuse, empreintes végétales »). Sa « molasse tabulaire dure » (1) doit correspondre à la marne verte [1] de notre figure 2. **C** : Coupe de la Colline de Sansan, figure 17 de CROUZEL (1956). En blanc : « marnes grumeleuses », nos limons de crue ; **3**, « Niveau de Pellécahus, molasse et calcaire » ; **4**, « Calcaire inférieur de Lectoure » ; **5**, « Calcaire de Larroque-Saint-Sernin » ; **6**, « Calcaire supérieur de Lectoure » ; **7**, « calcaire d'Auch » ; **8**, « calcaire inférieur de l'Astarac, molasse » ; **9**, « calcaire de Sansan, encadré par deux bancs détritiques ». Nous avons souligné par un figuré de hachures ce niveau qui correspond au gisement fossilifère. « Hauteurs exagérées une fois et demie ».

*FIG. 1. — **A** : Section by LARTET (1851). Lithologic patterns modified in order to comply with modern use. LARTET's letters are mentioned in our text and their correspondence with our numbers on figure 2 is indicated (ex. : Cb = [7]). Note that « the relative relief of the main hill has been exaggerated in order to improve the visibility of the organisation and of the relative thicknesses of the various layers forming the bone deposits. ». **B** : The site of Sansan, after figure 1 in DOLLFUS (1915) with his original numbering. The bed n° 3 of the « northern locus » is definitely corresponding to our n° [7] (« hard, calcareous marl, clayey, plant prints »). His « hard, tabular molasse » (1) is probably an equivalent to our green marl [1] of figure 2. **C** : Section of the Hill of Sansan, figure 17 in CROUZEL (1956). White : « lumpy marls », correspond to our flood mudstones ; **3**, « layer of Pellécahus, molasse and limestone » ; **4**, « Lower Lectoure limestone » ; **5**, « Larroque-Saint-Sernin limestone » ; **6**, « Upper Lectoure limestone » ; **7**, « Auch limestone » ; **8**, « Astarac Lower limestone, molasse » ; **9**, « Sansan limestone, flanked with two detrital beds ». This fossiliferous layer is emphasised by hachures. « Vertical exaggeration 1.5 ».*

Source : MNHN, Paris

En somme, le caractère lenticulaire multiple du gisement et la localisation de ces dépôts dans une profonde dépression suggèrent l'existence d'un milieu de sédimentation particulier, isolé, qui contraste avec la sédimentation molassique fluviatile encaissante. En fonction de ces données déjà anciennes, il est exclu qu'il s'agisse d'un marais, dont les limites devraient être plus floues, ou d'un dépôt de chenal fluviatile à fort hydrodynamisme. Il est plus acceptable de parler de conditions lacustres pour les couches à mollusques aquatiques, bien que plusieurs couches suggèrent un épisode subaérien : la « marne » D à coquilles uniquement terrestres (selon LARTET) et le calcaire dur (Cb, notre [7]) où des indices d'émersion peuvent être mis en évidence (voir plus loin).

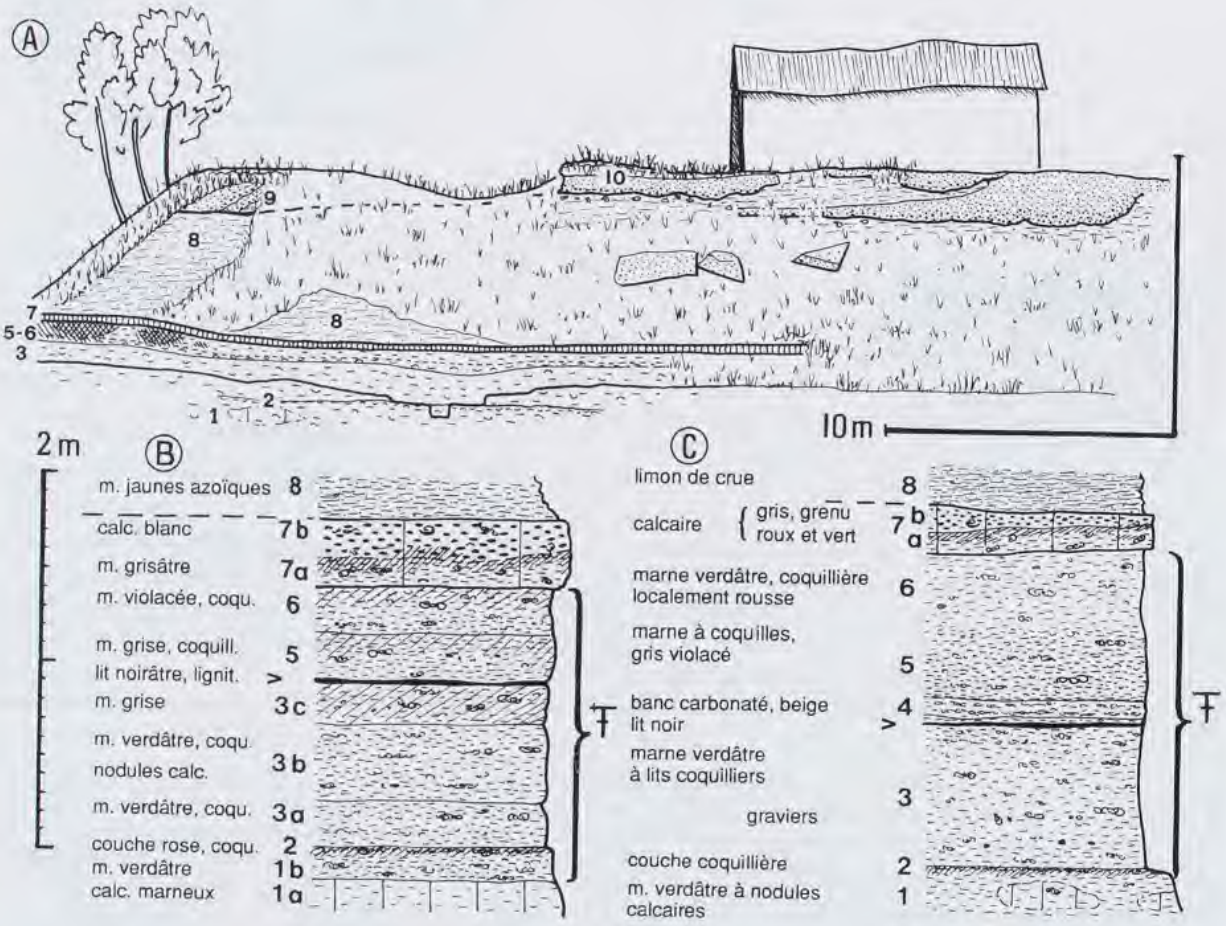


FIG. 2. — **A** : Conditions d'affleurement de la série exploitée en 1990. Les variations d'altitude et d'épaisseur ont été mesurées avec soin. La complexité des barres gréseuses [9] et [10] est réelle, bien que les corrélations soient rendues hypothétiques par un couvert végétal dense. **B** : Coupe selon BAUDELOT (1972) *in* CROUZEL (2000, ce volume). La numérotation est de notre initiative, pour faciliter les corrélations avec notre coupe (fig. 2C). Les variations d'épaisseur du banc [7] sont extrêmement rapides : de 60 à 15 cm en quelques années d'exploitation (L. GINSBURG, *in litt.*).

*FIG. 2. — **A** : Outcrop and section excavated in 1990. Altitudes and lateral changes in thickness precisely surveyed. The sandstone bars [9] and [10] are definitely complex. However a dense vegetal cover makes correlations questionable. **B** : Section after BAUDELOT (1972) in CROUZEL (2000, this volume). Numbering added for correlations with our section (fig. 2C). The thickness of bed [7] has changed rapidly as quarrying proceeded : from 60 to 15 cm in a few years (L. GINSBURG, in litt.).*

Source : MNHN, Paris

La série lithologique préservée (Fig. 2)

La fouille récente a été creusée jusqu'à un niveau de marne verdâtre [1] qui comporte des nodules plus calcaires. Le développement très variable de ces nodules explique que Mme Baudelot (1972) ait distingué localement un niveau de calcaire marneux (1a de la fig. 2B) et que tant d'auteurs aient utilisé le terme de calcaire à propos de Sansan. L'origine diagénétique des nodules est bien visible sur la coupe de la tranchée d'évacuation des eaux de pluie : des nodules blanchâtres isolés deviennent localement coalescents. En lame mince, une série de fissures lenticulaires apparaît dans les parties les plus enrichies en carbonate (associées à des terriers d'invertébrés), comme c'est le cas au sein des nodules de type septaria mais à plus petite échelle (fig. 16-3). La taille des nodules (jusqu'à 1 m de diamètre) exclut à la fois tout remaniement et toute origine pédologique. Il s'agit d'une diagenèse post-enfouissement subaquatique qui indique une assez forte teneur du sédiment en carbonate soluble, redistribué en concentrations qui indurent localement la marne, sans limite nette avec le sédiment encaissant resté meuble. Il est vraisemblable que la même interprétation s'applique à la couche Ca de Lartet (1851).

La boue à l'origine du nodule est constituée d'argile associée à des grains de calcite (de quelques microns à quelques dixièmes de mm). Dans cette boue, on reconnaît en lame mince d'innombrables tests d'ostracodes à coquilles bivalves très minces et lisses, généralement désarticulées et souvent fragmentées avant le dépôt (fig. 3). L'abondance des tests s'explique en partie par les multiples mues et la brièveté des générations de ces petits crustacés. La fragmentation est probablement due aux fouisseurs (larves d'insectes ou annélides) et à la prédation plutôt qu'aux chocs pendant leur transport dans la boue. Des amas millimétriques de fragments variés de coquilles de gastéropodes montrent que la prédation (probablement par des poissons) est indiscutable : ce sont des amas coquilliers coprolithiques (fig. 4) qui proviennent d'un sous-environnement différent puisque le sédiment ne contient pas de coquilles de mollusques. Dans le nodule, les tests d'ostracodes, ni aplatis, ni fragmentés sur place par la compaction, indiquent une diagenèse précoce (induration ou même lithification). La rigidité du nodule a protégé ces coquilles extrêmement minces des conséquences du tassement sous le poids de la série molassique ultérieure. Ce dépôt doit être un des « calcaires marneux » Cf de Lartet. C'est un dépôt lacustre typique d'un milieu calme, pauvre en végétation aquatique et mal oxygéné : le fer resté à l'état ferreux donne à la marne sa couleur verdâtre. L'absence de litage et l'existence de terriers identifiables en lames minces montrent cependant que ce fond lacustre n'était pas anoxique : des animaux fouisseurs (vers de vase ?) ont vécu dans cette boue et ont été assez nombreux pour détruire le litage.

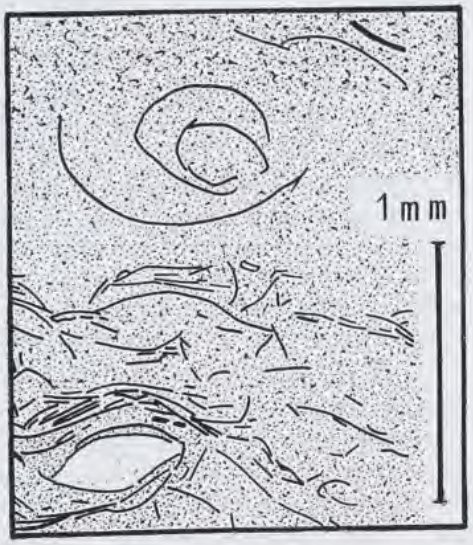


Fig. 3. — Ostracodes à test très mince, de tailles variées (mues successives), peu déformés malgré leur extrême fragilité. L'un des individus est resté vide (calcite sparitique). Cette préservation indique une induration en nodule calcaire antérieure à la compaction. Partie noduleuse du niveau [1]. Dessin d'après photo de lame mince.

Fig. 3. — Thin ostracod tests of various sizes (moulted envelopes), showing little deformation in spite of being very fragile. A bivalved test has been unfilled (sparitic calcite). This good preservation suggests hardening as a calcareous nodule prior to compaction. Nodular part of [1]. This and following drawing are based on photos of thin sections.

Source : MNHN, Paris

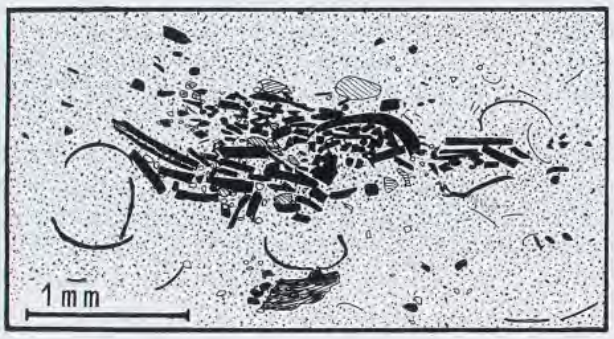


FIG. 4. — Agrégat de fragments de coquilles diverses de mollusques, interprété comme une déjection de poisson isolée dans la boue à Ostracodes. [1] noduleux.

FIG. 4. — Aggregate of crushed molluscan shells, interpreted as fish faeces having fallen on top of the Ostracod mud. Nodular [1].

Un lit riche en coquilles fragmentées [2] d'épaisseur centimétrique, est formé d'une boue gris violacé (rose selon BAUDELOT, 1972) qui contraste nettement avec la marne verdâtre sous-jacente. L'abondance des mollusques terrestres et lacustres (Hélicidés, limnées, planorbes), la présence de quelques graviers (2-5 mm) de grès, de quartz et de calcaire (y compris des nodules pédologiques déplacés, à traces de racines) montrent que ce dépôt résulte d'un apport fluviatile, probablement lors d'une crue.

Le premier niveau riche en ossements est formé d'une marne verdâtre [3], épaisse d'environ 70 cm, délimitée à son sommet par un lit noir, ligniteux. La couleur verte est comparable à celle de la marne [1] mais on note la présence de galets de boue centimétriques et de petits graviers (5 à 14 mm) de quartz et de quartzite (fig. 15-5) et la présence de mollusques fragmentés, dispersés et en lits. Les restes de vertébrés sont plus ou moins disloqués mais souvent faiblement éparpillés et peu écrasés (fig. 15-8). Ces caractéristiques suggèrent un milieu calme alimenté à certains moments par des apports assez brutaux de matériel fluviatile pouvant s'accompagner de cadavres d'animaux flottés.

Le lit noir est très continu bien que très mince (millimétrique). Il implique un apport exceptionnel de débris végétaux déposés en milieu calme. L'évolution de la matière organique en un lit ligniteux interdit toute identification des plantes flottées. L'absence de fusain exclut un incendie naturel. Il est donc probable qu'il s'agit encore de la manifestation d'une crue (d'orage ?) enregistrée dans un site protégé.

Un niveau tendre, beige [4], épais d'environ 10 cm, succède à une mince passée marneuse centimétrique. Il semble être passé inaperçu jusqu'à ce jour bien qu'il soit continu sur l'affleurement de 1990. Un net litage, souligné par des fragments de coquilles (fig. 7 a-c) et une très grande porosité (faible densité à sec) distinguent ce niveau. Il s'agit d'un silt sableux très fin, presque totalement carbonaté. Les grains étudiés au MEB n'ont pas fourni d'indication morphologique sur leur formation, mais il ne s'agit pas de bioclastes (coquilles pulvérisées) ni de cristaux automorphes. On peut proposer une origine biochimique comme celle des encroûtements calcitiques polycristallins qui couvrent les substrats végétaux sous-aquatiques des lacs carbonatés. Les microcristaux développés sur la surface de feuilles et de tiges sont libérés et désagrégés au cours du transport des plantes pourrissantes. Il faut ensuite envisager une concentration des grains par un tri hydrodynamique local, ce qui peut se produire sur le rivage d'un lac, sous l'action d'un clapot, ou au fond d'un chenal sous l'action d'un faible courant. Le caractère exceptionnel de ce niveau n'est pas dû à la nature et à l'origine des grains carbonatés : ils existent en abondance dans la marne, mais sont alors dispersés, dilués par l'apport silicoclastique (argile, quartz). Le tri de ces particules est plus vraisemblablement un phénomène local, d'origine hydrodynamique mais associé à un phénomène général, par exemple une crise climatique (plusieurs années de sécheresse favorisant l'évaporation et la précipitation carbonatée).

La marne à coquilles et ossements qui est couronnée par le calcaire [7] a été subdivisée en fonction des nuances de sa couleur. Plus grise, à tendance violacée à la base [5] puis plus verdâtre [6] ou l'inverse selon BAUDELOT (fig. 2B). Il nous semble peu justifié de mettre une limite entre ces deux termes, d'autant plus que latéralement (extrême gauche de la fig. 2A), ces différences sont oblitérées par des taches rousses dont la limite inférieure concave ressemble à celle d'un remplissage de chenal. Ces zones fortement oxydées coïncident avec le relief nappé par le calcaire tandis que les zones réduites, grises et verdâtres,

Source : MNHN, Paris

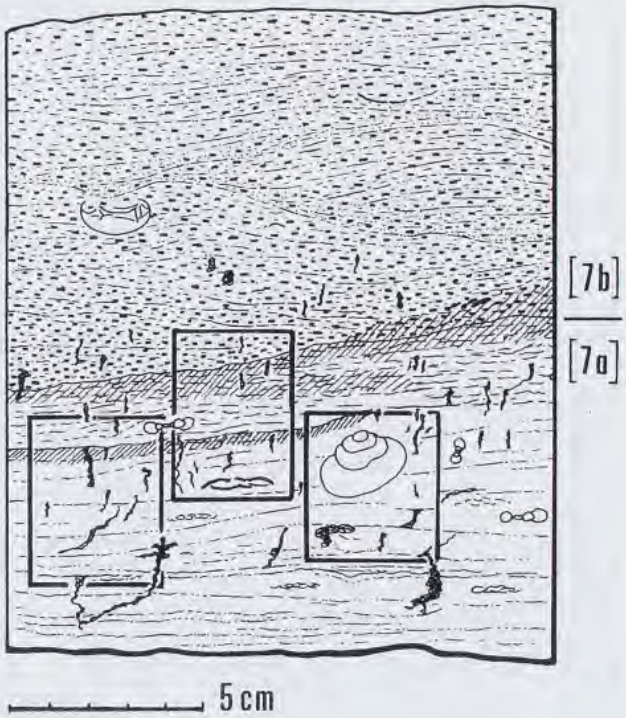


FIG. 5. — Coupe schématique du banc calcaire [7] montrant les relations entre le faciès marneux vert, oxydé et lithifié [7a] et le faciès grenu gris [7b]. Les hachures obliques correspondent aux accumulations de fer ferrique rousses qui ne sont pas limitées à l'interface [7a/7b], mais imprègnent les deux faciès. C'est un indice de diagenèse post-enfouissement. De même, les vermicules subverticaux de racines, visibles dans les deux niveaux, indiquent une pédogenèse postérieure à [7b]. Les cadres indiquent la localisation de trois des lames minces étudiées : de g. à dr., voir fig. 9, fig. 6 et fig. 10.

FIG. 5. — Schematic section of the limestone bed [7] showing the superimposed, oxidised green marl [7a] and the granular, grey limestone [7b]. Ferric impregnations, figured by oblique hachures on our drawing, are present in both levels [7a/7b] indicating a post-burial diagenesis. The vertical root-channels, crossing both layers also suggest a post — [7b] pedogenesis. Frames : the thin-slides studied, from left to right : fig. 9, fig. 6 and fig. 10.

sont dans le creux. On peut envisager que la différenciation se soit faite assez tôt au cours de la diagenèse, lors de l'émersion documentée par l'étude du calcaire sus-jacent (voir plus loin). Comme dans la marne [3], les coquilles lacustres dominent, toujours associées à des Hélicidés flottés (fig. 15-3). De rares et fins graviers de quartz et de calcaire, dispersés, suggèrent encore une alimentation fluviatile combinée avec un dépôt dans un milieu très calme. En dehors des squelettes disloqués sur place, on observe des pièces osseuses usées en cours de transport, tel cet astragale (fig. 15-2) qui montre un remplissage boueux des lacunes du tissu de l'os spongieux.

Le calcaire [7], très dur et pour cela qualifié de « marbre d'eau douce » par LARTET, est d'épaisseur variable : 12 à 25 cm sur le front de taille de 1990, jusqu'au début de la fouille la plus récente (GINSBURG *in litt.*) et même jusqu'à 1 m (VIRET, 1939). Sa couleur varie aussi : un niveau gris ou rosé sur un niveau verdâtre ou roux, exprimant son organisation en deux faciès lithologiques superposés et l'accumulation de fer ferrique en imprégnations plus ou moins denses (opaques en lames minces) autour de la limite (fig. 5). En effet, la lithification affecte à la fois le sommet de la marne verdâtre [6] à ostracodes et un faciès original à microstructure lenticulaire et texture grenue, gris clair (fig. 16 — 1,2). Les imprégnations ferrugineuses stratiformes soulignent en général le sommet de la marne à ostracodes mais elles peuvent localement se subdiviser ou envahir la base du faciès grenu.

De nombreuses lames minces ont permis une étude détaillée qui révèle des informations essentielles, non accessibles à l'examen macroscopique :
— plusieurs changements de matériel à l'intérieur du banc (fig. 6A B),
— des émersions répétées, en partie postérieures au dépôt grenu (fig. 6B),
— le caractère diagénétique, bien postérieur à l'enfouissement, de la lithification.

La boue lithifiée [7a] n'est que le sommet de la marne [6] qui devient particulièrement riche en ostracodes (fig. 6B). Un litage millimétrique s'exprime par des différences de composition, d'abondance des ostracodes, des coquilles de planorbes ou de bioclastes de gastéropodes non identifiables. Ce litage et la rareté des terriers indiquent une bioturbation faible ou brève. Les coquilles sont généralement incomplètes (figs. 6 et 7) ce qui suggère des chocs en cours de transport. En effet, le sédiment boueux

Source : MNHN, Paris

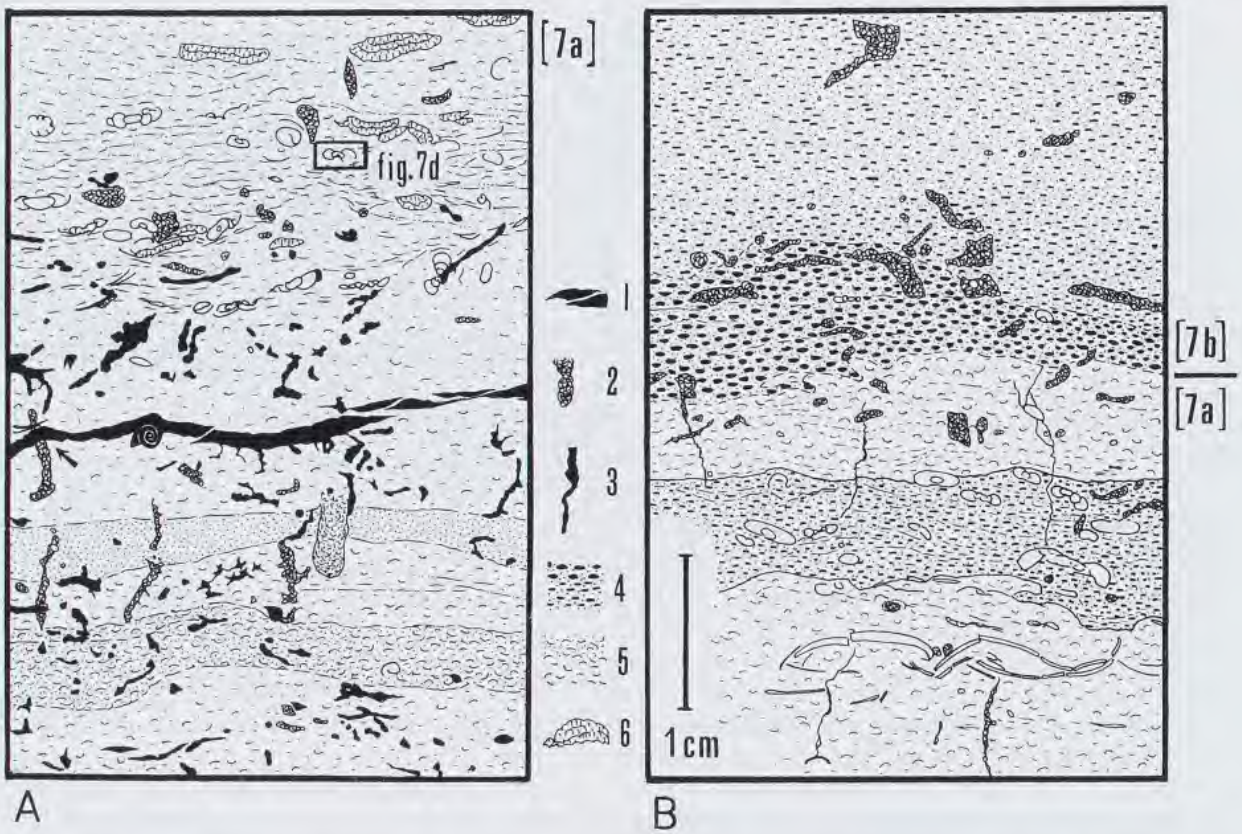


FIG. 6. — **A-B** : Schématisation de deux lames minces en faisant abstraction des imprégnations tardives de fer ferrique. **1**, fentes ouvertes, de dessiccation ; **2**, tubulures à remplissage « alvéolaire » (cf. fig. 9), traces de racines calcifiées ; **3**, tubulures et fentes sans remplissage ; **4**, faciès grenu de [7a] et [7b] dont les grains de boue sont aplatis par la compaction (cf. fig. 8) ; **5**, faciès de boue à ostracodes ; **6**, débris de stromatolithes. Les lames sont faites dans des échantillons séparés par une distance latérale de plusieurs mètres.

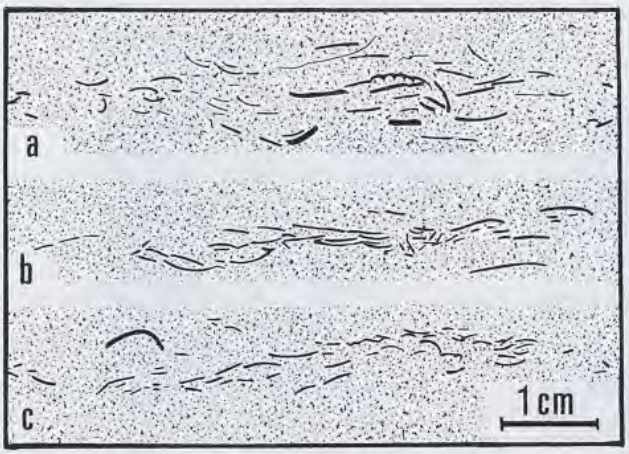
*FIG. 6. — **A-B** : Sketches of thin-slides, omitting late ferrous impregnations. **1**, Open desiccation cracks ; **2**, tubular channels with « alveolar - septal » fills ; **3**, tubular channels and cracks without fills ; **4**, granular layers of [7a] et [7b] made of sand-sized mud grains flattened by compaction (cf. fig. 8) ; **5**, ostracod mud ; **6**, Stromatolitic fragments. Samples collected several meters apart.*

apparaît localement comme étant constitué en réalité de grains de boue durcie, de la taille des sables fins, plus ou moins infiltrés d'une boue véritable qui a envahi les espaces intergranulaires (texture packstone). La porosité initiale n'est plus visible que localement, sous l'abri d'une coquille qui a empêché sa disparition par compaction (fig. 7d). Des plages sparitiques très vaguement zonées sont des fragments d'encroûtements stromatolithiques (fig. 16-5) localement abondants dans une couche de sédiment boueux à fossiles transportés (fig. 6a, en haut). Tous ces indices montrent que la boue de ce niveau ne correspond pas à un milieu calme, à l'abri des remaniements. La relative rigidité du sédiment est d'ailleurs due à une microtexture grenue de type packstone. Elle est acquise précocement puisque les vides intergranulaires ont persisté sans la protection d'une coquille (texture grainstone).

La limite entre [7a] et [7b] est un plan de discontinuité qui porte des empreintes de végétaux parfois rapportées à des bambous (CROUZEL, ce volume) (fig. 15-7). Il nous semble plus vraisemblable d'y voir des feuilles de roseaux (*Phragmites* ou *Typha*) mais l'état de conservation de ces traces n'est pas prometteur. FILHOL (1891) signale des empreintes de poissons à ce niveau. Tous ces éléments s'accordent bien avec les indices sédimentaires de la fin du comblement.

La partie supérieure [7b], grise, du banc calcaire est constituée par un matériel grenu très particulier (fig. 8 et fig.16-1,2) : sa microstructure est en même temps grenue et lenticulaire. Beaucoup

Source : MNHN, Paris



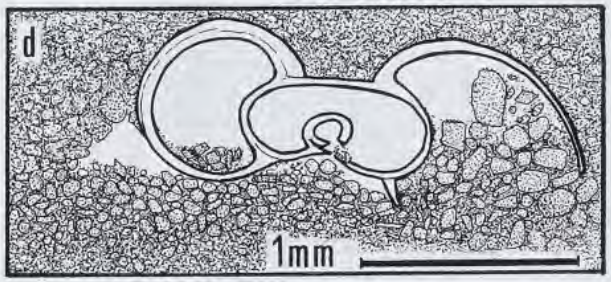


FIG. 7. — **a-c** : Lits coquilliers du niveau beige [4] correspondant à un mélange de coquilles incomplètes, disloquées sur place et de fragments transportés. La fragmentation et le déplacement suggèrent un assez fort hydrodynamisme, ressac de rivage plutôt que courant. — **d** : Structure micro-grenue du sédiment boueux [7a] mise en évidence dans un site protégé de la compaction par une coquille de planorbe. Les grains de sédiment boueux (sable fin) ne sont bien distincts qu'à l'abri de la coquille mais le niveau supérieur, à matrice boueuse, est également grenu : à gauche, une cavité non protégée par la coquille a cependant résisté à la compaction.

*FIG. 7. — **a-c** : Shell layers of the beige bed [4] made of a mixture of shells broken in situ, with transported fragments. Fragmentation and displacement of shells, both suggest fairly strong conditions of energy, like those provided by shore waves, rather than by stream flows. — **d** : Micro-granular structure of the mud sediment [7a] visibly preserved from compaction below the shelter of a planorb shell. The mud forming pseudo-sand grains (size of fine sand) is clearly visible under the planorb shell only. However, the upper mud was also granular initially. The cavity on the left side is probably a keystone vug.*

de grains sont anguleux, équidimensionnels, surtout les plus petits fréquemment cristallins ; les plus grands sont aplatis et leur section en fuseau se termine en pointe effilée, pincée entre les grains adjacents. Cette morphologie implique un écrasement variable de grains de boue de la taille des sables (quelques dixièmes de mm) sous l'effet de la compaction. On peut donc considérer cette couche comme un microconglomérat constitué de « galets mous » (polyèdres de boue créés par dessiccation) et de matériel

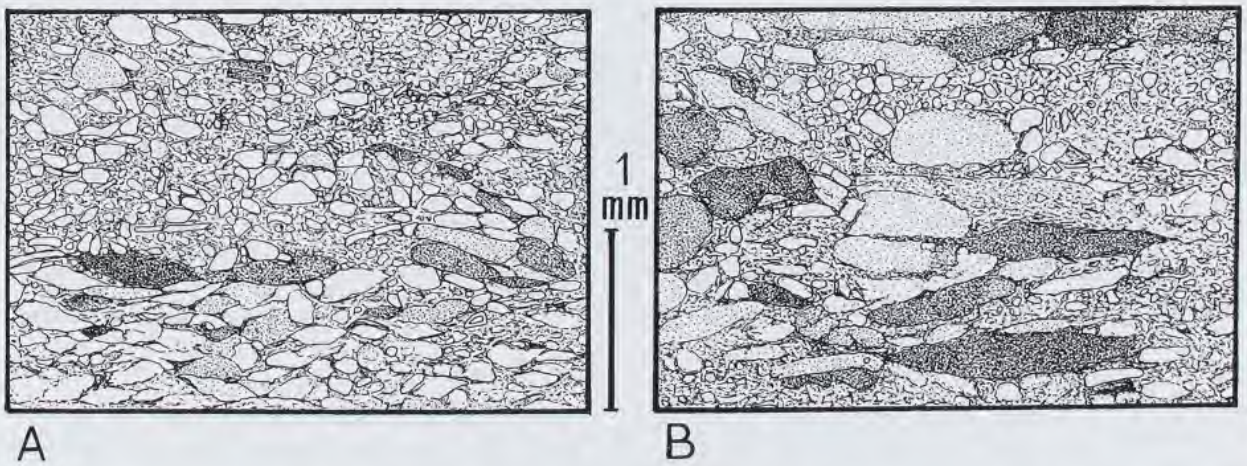


FIG. 8. — **A-B** : Structure grenue du niveau [7b], formé de grains de boue dans la gamme de tailles des sables, aplatis par la compaction, et de grains calcitiques plus résistants. La lithification de ce niveau est sans nul doute postérieure à la pédogenèse et à l'enfouissement de ce niveau lacustre sommital qui scelle le gisement de vertébrés.

*FIG. 8. — **A-B** : Granular structure of [7b], made of mud grains covering the whole range of sand-sized particles, flattened by compaction unlike the clear calcitic grains. Lithification here is obviously post-pedogenesis and post-burial.*

Source : MNHN, Paris

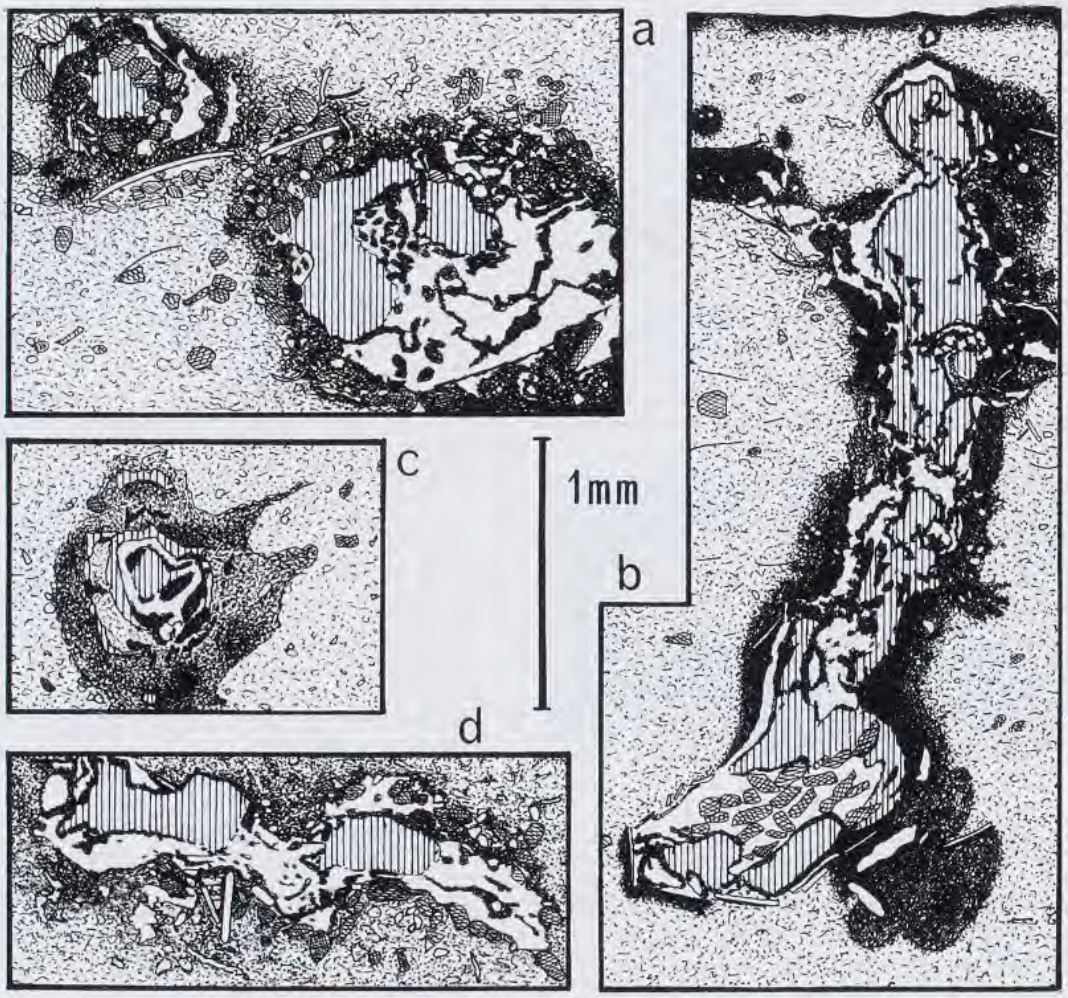


FIG. 9. — Sections transversales (a, c, d) et longitudinale (b) de tubulures traversant le niveau [7a], verticalement et obliquement. Comparer avec la fig. 16 - 4. L'imprégnation des parois par des hydroxydes de fer (en noir) est plus tardive que la constitution des travées de carbonate micritique qui se sont développées autour d'un axe central plus ou moins complexe (rayures verticales) comblé maintenant par une calcite sparitique limpide. Les travées micritiques et la sparite périphérique, riche en impuretés, (en blanc sur le dessin) sont interprétées comme les témoins de la calcification du vide tubulaire formé autour des racines mortes d'un paléosol (cutanes). Cette structure dite alvéolaire (alveolar-septal str. d'ESTEBAN, 1976) indique une pédogenèse carbonatée très peu intense marquant l'émersion par comblement du gisement.

FIG. 9. — Cross sections of channels, transverse (a, c, d) and longitudinal (b) bored vertically and obliquely in [7a] (see fig. 16 - 4). Ferric impregnation (black) of the wall took place after the development of micritic septa around the axial cylinder (vertical hachures) now filled with clear sparite. These septa and the dirty peripheral sparite (white) are interpreted as carbonate deposits, developed in the tabular void around decaying roots (cutanes) within a carbonated paleosol. This is the alveolar-septal structure of ESTEBAN (1976), related to a limited carbonate pedogenesis during the final emersion of the fossiliferous depression.

plus résistant, initialement lithifié. La texture originelle n'est plus identifiable : il s'agissait vraisemblablement d'un sable pur (= propre, de type grainstone) dont la porosité intergranulaire (micro-vides remplis d'eau) a disparu sous l'effet de la compaction. Cependant, si c'était un packstone, la matrice boueuse ne serait plus identifiable, injectée entre les grains de boue écrasés. La taille des plus gros grains correspond à un assez fort hydrodynamisme qui suggère une très faible tranche d'eau, comme sur un rivage. Les coquilles de planorbes sont rares mais les Hélicidés ne sont pas plus fréquents que dans la boue verdâtre sous-jacente. Des lits riches en ostracodes prouvent qu'il s'agit encore d'un dépôt subaquatique.

Source : MNHN, Paris

FIG. 10. — Lame mince dans le niveau [7a]. Un premier paléosol s'est développé sur le sédiment boueux à ostracodes (clair) qui contenait l'Hélicidé et des coquilles de planorbes. Des fentes verticales, dues à la dessiccation de la boue, ont été élargies par les circulations d'eau météorique (parois gauche et droite très différentes) et le remplissage de l'escargot a été en partie évidé (vide en blanc). Des fentes plus étroites ont un comblement partiel géotrope (g), le remplissage boueux (plus foncé) des grandes fentes élargies, localement intercalé de niveaux sableux (s), est affecté de fentes de dessiccation horizontales non comblées (f), correspondant à une émersion plus tardive (post-[7a] ou post-[7b]).

FIG. 10. — Thin slide of [7a]. A first paleosol developed in the ostracod mud (fine dots) containing Helicid and planorb shells. Vertical desiccation cracks were enlarged by rain water percolation (left and right walls do not fit and the filling of the snail has been washed out (white). The thinner cracks have a geopetal fill (g) similar to the darker plug of the enlarged cracks, including sand lenses (s). The last cracks (f) crossing both the light and darker sediments, refer to the post-[7a] or even post-[7b] emersion.

Après leur dépôt, ces deux niveaux réunis aujourd'hui en un seul banc ont subi une émersion qui s'est traduite par une pédogenèse polyphasée (figs. 6, 9 et 10). Dans la couche inférieure [7a], des fentes ouvertes horizontales, remplies de sparite, ont leurs épontes ferruginisées par une imprégnation d'hydroxydes de fer, tout comme les fines tubulures verticales, à remplissage micritique vacuolaire, qui affectent toutes les couches du niveau [7]. L'organisation caractéristique des travées micritiques (figs. 9 et 16-4), l'alveolar - septal structure d'ESTEBAN (1976), est classiquement interprétée comme une calcification précoce de tubulures racinaires. Ces traces de racines très fines sont antérieures aux fentes de dessiccation horizontales (desiccation cracks) qui les recoupent et qui sont remplies par deux générations de sparite phréatique plus tardives. On a donc là les traces d'une première pédogenèse marquée par la calcification des racines mortes, probablement suivie d'une inondation puis d'une nouvelle émersion qui se manifeste par la dessiccation du matériel le plus massif. Dans le matériel grenu [7b], des tubulures à travées micritiques montrent que cette couche a subi aussi une pédogenèse. S'agit-il du premier paléosol ou d'une nouvelle émersion ? Il est difficile de trancher car l'absence de ferruginisation des épontes peut être due à la nature du matériel grenu, défavorable, mais une nouvelle émersion est vraisemblable, avant le dépôt du limon de crue jaune [8].

À quelques mètres de distance de l'échantillon analysé précédemment, une lame mince réalisée dans le niveau marneux [7a], à *Helix* non écrasé, montre un paléosol plus élaboré bien que peu apparent (fig. 10). Deux sédiments boueux très peu différents sont étroitement associés. Le matériel lacustre initial, soumis à une première émersion, a été érodé le long des fentes de dessiccation verticales. Le second sédiment boueux a comblé les fentes élargies, avec de rares épisodes de dépôt plus grenu. Seule une faible différence de couleur permet de distinguer les deux sédiments et de montrer que l'*Helix* appartient au dépôt lacustre initial, comme les planorbes. La coquille d'Hélicidé, initialement remplie de boue plus claire a été évidée en partie pendant l'émersion. De nouvelles fentes obliques, plus étroites, sont restées en

Source : MNHN, Paris

majeure partie sans remplissage. Elles affectent les deux dépôts et peuvent donc servir de repère dans une comparaison avec les émersions précédemment identifiées : les grandes fentes verticales sont équivalentes des tubulures de racines tandis que les fentes horizontales ou obliques correspondent à la seconde émersion. La troisième émersion n'a pas laissé de trace à ce niveau.

Cette analyse détaillée a pour but de montrer que seule l'étude pétrographique peut mettre en évidence les étapes de la crise de comblement finale de cette cuvette. Tous les indices sédimentaires concordent pour démontrer des émersions multiples, aux effets télescopés, ce qui explique aussi la nature particulière du dernier dépôt [7b] : les grains de boue résultent vraisemblablement d'une dessiccation poussée, débitant des micro-polyèdres pédologiques (micro-peds) dans la boue lacustre émergée ; leur accumulation a été favorisée par le clapot littoral lors de la dernière remise en eau du bassin.

Un épais dépôt de limons jaunâtres [8], sans fossiles, recouvre l'ensemble du gisement. Ce limon est vaguement lité à la base et comporte des passées plus sableuses. La finesse du matériel et sa structure de plus en plus massive suggèrent un mode de dépôt par débordement d'un cours d'eau à fort débit solide boueux sur sa plaine d'inondation . Dans ce type de sédimentation molassique (PLAZIAT *et al.*, 1987), le dépôt de limon en lits millimétriques est déstructuré par les organismes du sol et par la végétation (vers de terre, insectes, racines) qui reprennent leur activité après chaque crue. Les limons les plus fins se déposent dans les cuvettes de décantation et prairies inondables, éloignées des axes chenalisés et en faible creux par rapport au relief des levées plus sableuses qui bordent les chenaux fluviatiles. Le mode de remplissage par du sable et des graviers, caractéristique des chenaux actifs, est bien représenté ici par les lentilles de sables [9] et de grès conglomératiques [10] de la plateforme sur laquelle la maison a été construite.

Paradoxalement — mais c'est la règle dans les dépôts molassiques — les faunes de vertébrés paissant ou chassant dans les pâturages des plaines alluviales de Sansan n'ont pas été fossilisés dans leur milieu de vie. L'opposition entre les marnes fossilifères et les dépôts fluviatiles de type banal suggère une complète indépendance. Cependant, l'interprétation environnementale du gisement repose aussi sur des données hydrodynamiques qui atténuent cette opposition. Le paramètre hydrodynamique a été explicité à travers une étude granulométrique comparée.

HYDRODYNAMISME ET GRANULOMÉTRIE

Huit échantillons de la série observable en 1990 ont été analysés selon la méthode de RIVIÈRE (1977 ; pipette d'Andreasen et tamisage). Les courbes granulométriques (fig. 11 AB) établies pour chacun des sédiments meubles peuvent être comparées entre elles et regroupées en deux ensembles qui indiquent un hydrodynamisme différent. Nous les avons aussi comparées à des courbes de dépôts fluvio-lacustres actuels (établies par les mêmes méthodes) dont les conditions hydrodynamiques sont connues. Pour faciliter les comparaisons, nous avons choisi des dépôts dont la taille des grains se rapproche de celle du site de Sansan : en Mésopotamie (PURSER *et al.*, 1984 ; BALTZER & PURSER, 1990) et dans l'Ouest de Madagascar (HERVIEU, 1968), à côté d'un matériel plus grossier du Nord de la Tunisie (PIMIENTA, 1959).

Les sédiments analysés ont été débarrassés de leurs coquilles car il est impossible de distinguer les bioclastes des coquilles fragmentées par la compaction, provenant des mollusques vivant dans cet environnement. En effet, ces fragments de coquilles sont disloqués pendant le prétraitement du sédiment et ne sont pas donc significatifs du point de vue hydrodynamique.

Les marnes basales (1) et les marnes fossilifères (2, 3, 5, 6) ont un grain moyen (50 %) inférieur ou égal à 2,5 μm. Ces valeurs ne diffèrent pas sensiblement de celles des limons sus-jacents (8 et 8 bis 2) mais on voit une nette différence dans la forme des courbes cumulatives (en coordonnées semi-logarithmiques) qui expriment le classement, c'est-à-dire le tri des particules.

Source : MNHN, Paris

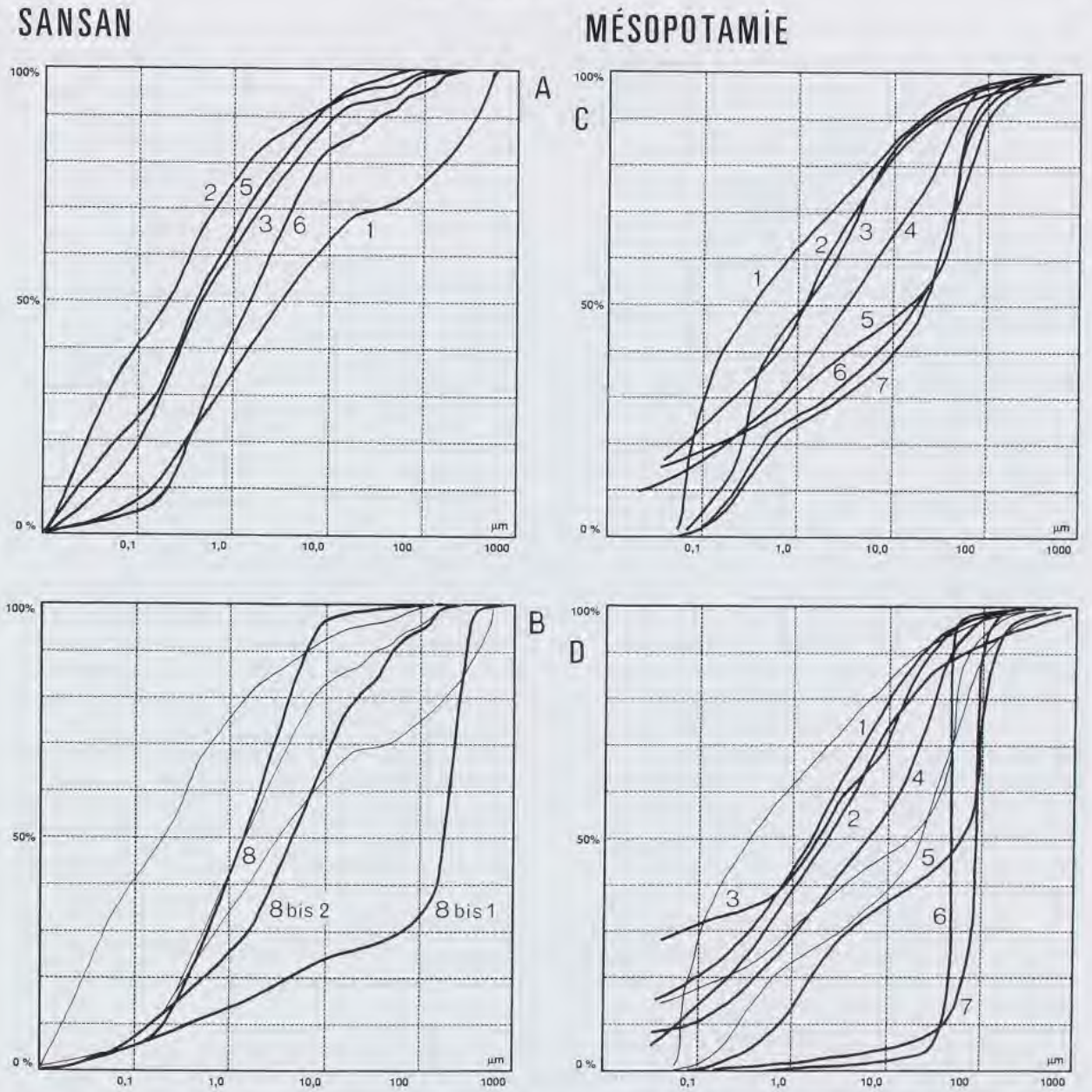


FIG. 11. — Courbes granulométriques semi-logarithmiques des dépôts miocènes de Sansan (11 **A, B**) et de la Mésopotamie méridionale actuelle Irak (11 **C, D**). Les sédiments sont à grains fins, inférieurs à 1 mm et se distribuent en deux ensembles de courbes : en haut, les dépôts de milieu calme (courbes convexes, dites « hyperboliques ») ou ayant subi une maturation par vannage par le clapot en bordure de lac (C 6, 7). Les dépôts postérieurs au gisement (B 8) sont comparés à l'enveloppe des courbes (A 1-6), en trait fin, et aux dépôts du chenal du Tigre (D). Ce grand fleuve, apaisé après un très long trajet, montre des courbes extrêmement variées ; très redressées dans des sites à fort courant (D 6, 7) ou inclinées, mais sans convexité générale (D 1-5) dans les sites plus calmes. Il y a beaucoup d'analogies entre ces dernières courbes et celles du gisement fossilifère (A 1, 3, 6).

*FIG. 11. — Cumulative grain-size distribution (log size scale) of the Miocene deposits of Sansan (11 **A, B**) and of Present southern Mesopotamia, Iraq (11 **C, D**). The selection of fine sediments presented here (grain-size finer than 1 mm) is distributed in two sets : the curves on the upper part of the figure represent calm environments (upward-convex « hyperbolic » curves) and winnowed (C 6, 7) deposits. The coarser deposits covering the Sansan fossiliferous beds (B 8) are compared with the A 1-6 set (thin lines) and with deposits from the channel of the Tigris river (D). This major river, slowed down by a 2000 km course provides a variety of grain size distributions, and the resulting cumulative curves are still straightening up (D 6, 7) or gently sloping — but without convexity — (D 1-5) depending on the flow strengths. Note the similarities between these curves and those from the fossiliferous beds (A 1, 3, 6).*

Source : MNHN, Paris

L'ensemble des courbes des marnes (fig. 11 A) est plus ou moins convexe vers le haut, avec des irrégularités et une diminution de la convexité pour les échantillons les moins fins (1 et 6). La convexité vers le haut (courbe « hyperbolique » de RIVIÈRE), bien marquée dans la courbe de l'échantillon (2) indique une plus forte proportion de particules fines que dans le cas d'une courbe rectiligne sur la majeure partie de son tracé (courbe « logarithmique » de RIVIÈRE, exemple : 8) et, surtout, dans le cas d'une courbe concave vers le haut (courbe « parabolique », exemple : 8 bis 1). Dans un système fluviatile alimenté en particules de toutes tailles, l'excès de particules fines (courbes hyperboliques) met en évidence un mode de sédimentation dominé par la décantation des grains qui sont restés en suspension après le dépôt des grains les plus gros plus en amont (voir figure 12 C), abandonnés sur le fond par le courant faiblissant (par excès de charge, courbes paraboliques, concaves vers le haut) ou après un transport prolongé par un courant homogène (courbes logarithmiques, en grande partie rectilignes).

La courbe la plus convexe (hyperbolique) indique donc une décantation dans un milieu particulièrement calme et la courbe concave, en forme de S (parabolique), un dépôt sélectif des particules grossières dans un courant univoque (fluviatile, tidal) ou alternant (plage). Le meilleur exemple de milieu calme est un petit lac (sans vagues ni courant) ou le centre d'une vaste cuvette, mais le lit des fleuves peut aussi comporter des sites de décantation : bras morts ou diverticules en cours d'abandon.

Le fleuve en crue charrie sur le fond la charge grossière (sable et galets) et en suspension la charge la plus fine (sable fin, silt, argile) qui rend l'eau turbide. Au site de ralentissement du courant de débordement, c'est-à-dire sur la berge qui sépare le chenal de la plaine d'inondation, le dépôt de cette suspension nourrit les levées qui rehaussent les berges du fleuve à chaque inondation. Les levées franchies, l'eau d'inondation devenue plus calme et moins turbide dépose une mince couche de limons sur la plaine, consacrant l'opposition levée / plaine déprimée. Les sédiments des levées et zones inondables proches du chenal doivent montrer une courbe intermédiaire entre un faciès parabolique accusé (chenal) et un faciès logarithmique (courant lent), ou même hyperbolique (plaine d'inondation). Dans les dépôts de crue du chenal prédomine une fraction sableuse bien triée (courbe redressée, avec portion sub-rectiligne notable, proche de la verticale à l'échelle utilisée) à laquelle est associée une fraction fine de matériel transporté en suspension et piégé entre les grosses particules lors du dépôt (*cf.* BALTZER, 1982) : la courbe a donc un prolongement plus ou moins important vers les dimensions de particules fines, de la taille des silts et des argiles (ex. : 8 bis 1), à la différence des courbes granulométriques de plages marines (fig. 12 D : 10, 11), où la fraction fine est éliminée par vannage sous l'action des vagues.

Les deux familles de courbes séparées dans l'étude granulométrique de la série de Sansan expriment donc l'opposition entre décantation en milieu calme et dépôt par un courant de crue plus ou moins freiné, même si les différences entre certaines marnes comme (6) et les limons (8 et 8 bis 2) sont très minimes.

Nos références choisies dans des dépôts fluviatiles modernes permettent de préciser les analogies avec des sous-environnements connus. En Mésopotamie (Irak), le cours ralenti du Tigre et les lacs et marais à roseaux adjacents montrent des courbes très voisines de celles de Sansan (fig. 11 c d). Les sédiments de chenal montrent bien que la qualité du tri est extrêmement variable : des courbes presqu'entièrement redressées aux courbes à pente régulière entre les sables voisins du millimètre et les argiles. La quasi identité de forme de ces dernières avec les marnes (3, 5) de Sansan mérite d'être soulignée. En revanche, seuls certains sédiments du marais sont directement analogues des dépôts du gisement. Certaines courbes lacustres (6,7) montrent un déficit remarquable au niveau des particules de 1 à 20 μm qui paraît attribuable à l'action de vannage due aux vagues qui se développent dans les vastes étendues d'eau peu profonde. D'autres, comme (1) du lac Hammar, illustrent la décantation la plus parfaite.

Les sédiments malgaches (fig. 12 CD) sont tous fluviatiles. Nous avons séparé les dépôts des dépressions les plus éloignées du fleuve, où décantent les boues les plus fines, des dépôts de chenaux, de levées et de terrasses proches du fleuve. On trouve de bonnes analogies de courbes d'une part entre les levées et nos limons et sables (8, 8 bis 2) et d'autre part entre certains dépôts de cuvettes de débordement et nos marnes.

Source : MNHN, Paris

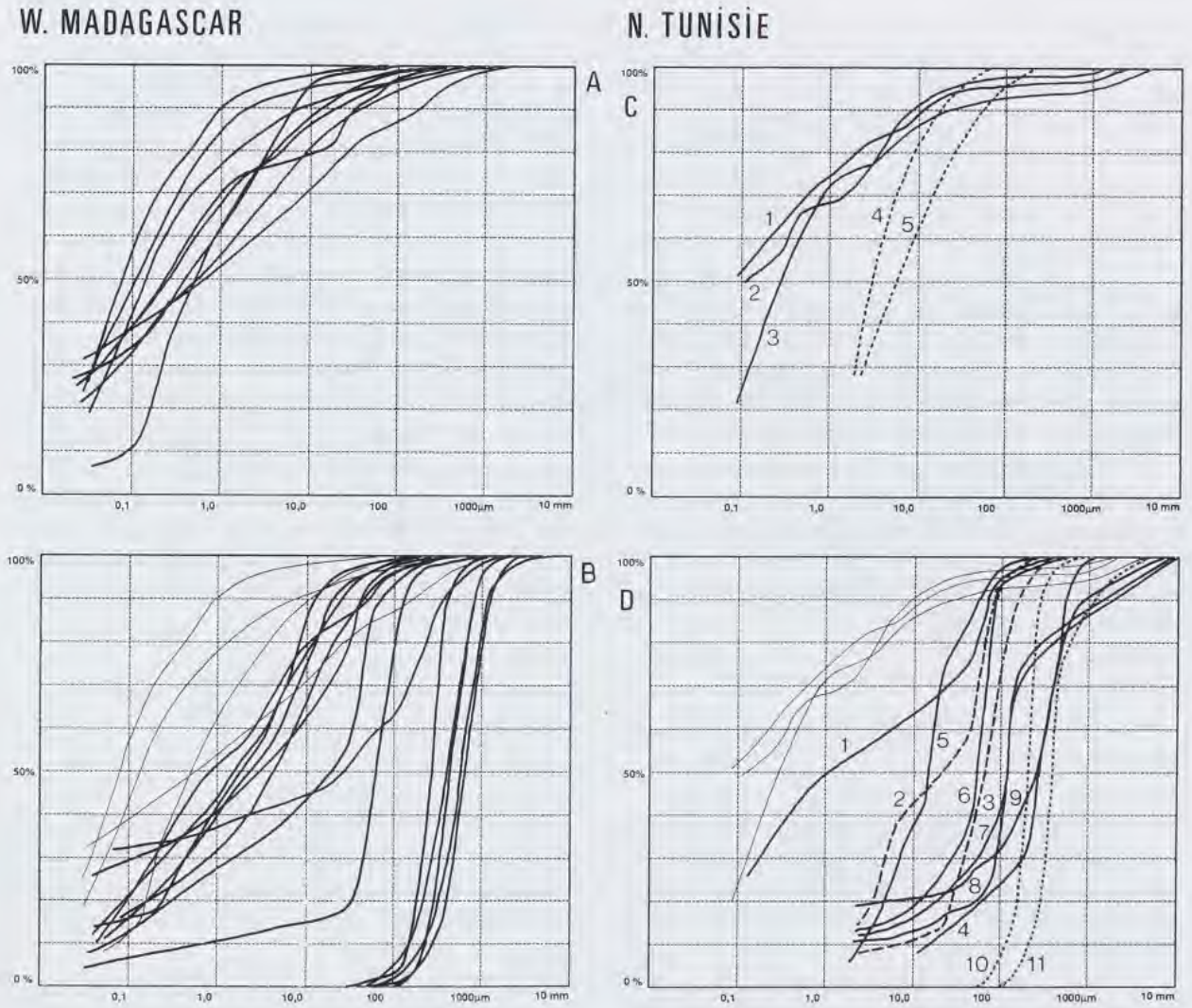


FIG. 12. — Courbes granulométriques de dépôts fluviatiles et lacustres modernes. Les fleuves de la côte nord-ouest de Madagascar (HERVIEU, 1968) montrent une différenciation marquée entre les dépôts de décantation (12 **A**), dans des cuvettes de débordement et des dépressions marginales de divers fleuves dont le Mangoky, et les dépôts du chenal et des levées ou de terrasses inondables du Mangoky (12 **B**). Par comparaison avec les sédiments du Tigre (fig. 11 D), on voit qu'il n'y a pas de différence notable entre des dépôts de chenal très calme (Tigre) et les dépôts de levées malgaches. Les sédiments du nord de la Tunisie (PIMIENTA, 1959) illustrent un matériel fluvio-lacustre un peu plus grossier. Les vases du nord du Lac de Tunis (**C 1-3**) indiquent une décantation très poussée. Les deux autres courbes (**C 4, 5**) correspondent au matériel en suspension recueilli dans l'eau de crue de la Medjerda. Les dépôts du sud du Lac de Tunis (**D 5-9**) ont des caractéristiques fluviatiles marquées, mais leur forte teneur en silt et argile les rapproche des lacs de Mésopotamie (fig. 11 C 6, 7). Les dépôts de plage marine (**D 10, 11**) montrent un tri excellent, sans matériel fin piégé entre les grains de sable que l'on note dans les dépôts fluviatiles les mieux triés (fig. 11 D, 12 B et 12 D4).

*FIG. 12. — Cumulative grain-size distribution of fluviatile and lacustrine modern sediments. The north western rivers of Madagascar (HERVIEU, 1968) display highly differentiated curves from decantation deposits (12 **A**), from overflow basins adjacent to various rivers and to the channel and natural levees of the Mangoky river (12 **B**). However, a comparison between slower parts of the channel of the Tigris (fig. 11 D), and the levees of the Mangoky does not reveal major differences. The coarser sediments from northern Tunisia (PIMIENTA, 1959) illustrate fluvio-lacustrine grain-size distributions. Muds from the northern part of the Lake of Tunis (**C 1-3**) express an extreme selection of the finer size fractions (decantation). Curves (**C 4, 5**) represent the distribution of particles in suspension collected in flood waters of the Medjerda river. Sediments from the southern part of the lake of Tunis (**D 5-9**) show clear affinities with fluviatile deposits, but their higher silt and clay content link them with the Mesopotamian lake deposits (fig. 11 C 6, 7). Marine beach deposits (**D 10, 11**) are characterised by their excellent sorting without any fine fraction being retained between sand grains, in contrast with well sorted fluviatile sands (fig. 11 D, 12 B et 12 D4).*

Source : MNHN, Paris

L'ensemble tunisien (fig. 12 CD) est beaucoup plus hétérogène. Les courbes des dépôts lacustres et marins s'écartent visiblement des formes de courbes de Sansan. En revanche, les dépôts fluviatiles et certains sables du sud du lac de Tunis sont plus proches. Les courbes du matériel en suspension dans les eaux de la Medjerda en crue (C4, 5), comparées à celles des dépôts de chenaux (D3, 4) sont particulièrement démonstratives du processus de sélection des particules fines, à l'intérieur du fleuve lui-même. Le débordement de ces eaux turbides sur la plaine alluviale conduit à une séparation géomorphologique de ces matériaux entre la plaine d'inondation et le chenal. Mais le dépôt de leur charge solide en fin de crue, dans un site protégé des apports grossiers, à l'intérieur du lit, peut superposer localement des sédiments à faciès de décantation sur les sédiments déposés précédemment par des courants forts.

Après ce bref rappel sur la signification des courbes granulométriques, revenons à l'interprétation des sédiments de Sansan. Leur analyse granulométrique confirme bien la séparation, faite visuellement sur l'affleurement, entre les limons jaunes et les sables fluviatiles, d'une part et les marnes fossilifères ou non. Ce n'est pas une question de grossièreté, mais de mode de tri des particules. On trouve cependant des courbes intermédiaires à l'intérieur des marnes fossilifères (fig. 11 A : 6) qui, comme les graviers dispersés, indiquent une étroite filiation entre le matériel fluviatile et les marnes.

Le calme du milieu de vie des limnées et planorbes a été manifestement interrompu par des crises correspondant à des crues fluviatiles qui ont apporté le matériel en suspension et les graviers. La turbidité des eaux, déduite de l'étude du sédiment, aurait interdit le développement de la végétation aquatique nécessaire aux mollusques si elle n'avait pas été limitée aux épisodes de crue. La granulométrie et la forme des courbes suggèrent un dépôt relativement rapide plutôt qu'un processus de décantation durant des mois ou en permanence.

UN GISEMENT FOSSILIFÈRE FLUVIATILE OU LACUSTRE ?

Nous avons d'abord vu les arguments qui plaident en faveur d'un dépôt d'eau stagnante : écologie des mollusques, finesse des sédiments, absence d'indices d'émersion sauf au sommet. Les preuves d'une relation étroite avec un réseau fluviatile sont également fiables : apports épisodiques de matériel grossier, hydrodynamisme modéré mais nécessitant des apports en suspension répétés pendant le comblement d'une cuvette initiale.

La relative profondeur, opposée à l'extension modeste de cette forme en creux, ne s'accorde pas avec ce que l'on sait des lacs de ce type de séries molassiques : les lacs dus à l'affleurement de la nappe phréatique alluviale sont très peu profonds, à sédimentation carbonatée relativement pure. Par contre, les chenaux fluviatiles sont fréquemment creux de plusieurs mètres. Leur remplissage habituellement sableux ou conglomératique, résulte de l'évolution normale du lit d'un cours d'eau actif, alimenté en matériel terrigène dont la fraction la plus grossière, transportée seulement lors des crues, est abandonnée dans le creux du lit alors que la fraction la plus fine est étalée sur la plaine d'inondation qui s'assèche après chaque crue. Cependant, les bras morts dus à un recoupement de méandre ou à l'abandon d'une branche d'un réseau anastomosé ou encore à l'isolement d'une partie marginale du lit par un banc de sable ou de galets qui détourne le courant (Nanson & Page, 1983) sont autant de sites en relation directe et permanente avec le fleuve mais protégés des excès de sa dynamique de crue (fig. 13). Les contre-courants qui se produisent à l'entrée de tels diverticules ouverts vers l'aval sont classiquement responsables d'accumulations de matériel flotté dans une zone de calme relatif : troncs déracinés et autres débris végétaux de toutes tailles ou coquilles de mollusques terrestres emportés par la crue. Sur le cours moyen, sinueux, de la Dordogne, on nomme « couane » ce genre de chenaux en cul-de-sac où s'accumulent les bois flottés. Les tourbillons qui sélectionnent ces matériaux de surface doivent aussi, logiquement, concentrer les cadavres en cours de putréfaction, flottant à la surface ou entre deux eaux. C'est une explication acceptable pour des apports répétés de carcasses plus ou moins complètes durant un laps de temps se mesurant au moins en dizaines d'années. Des crues annuelles, mais déposant seulement un

Source : MNHN, Paris

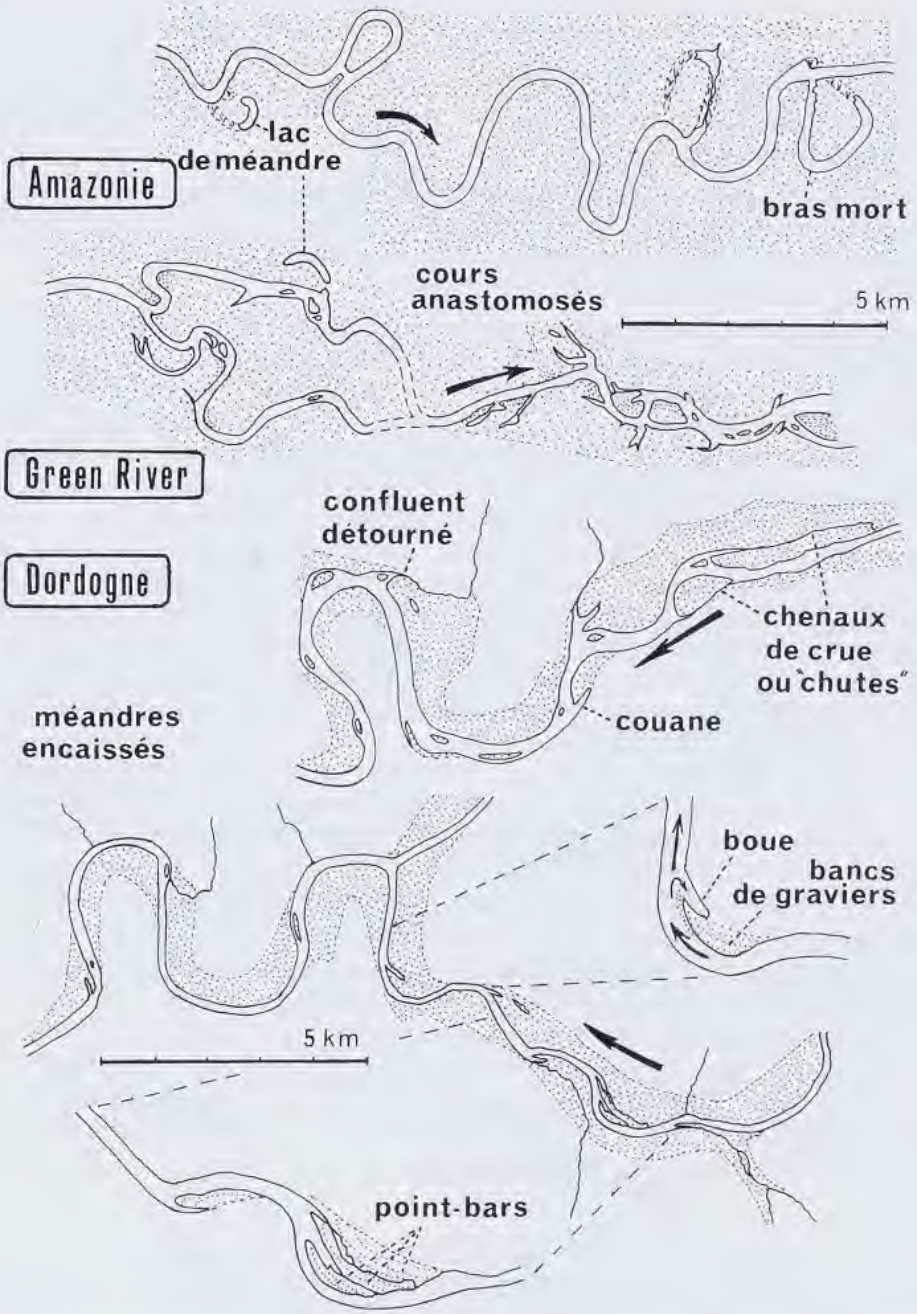


FIG. 13. — Exemple de bras morts, diverticules et lacs de méandres abandonnés en relation avec divers types de réseaux fluviatiles à fort alluvionnement. Amazonie : cours d'eau méandrisant librement. Lac par isolement d'un bras mort de méandre. Green River : réseau anastomosé (d'après LEOPOLD & WOLMAN, 1957). Diverticules correspondant à des bras morts de méandres ou de cours faiblement sinueux. Dordogne : cours d'eau sinueux à fort alluvionnement encaissé, construisant des point-bars et des barres de graviers latérales. Ces constructions protègent durablement les « couanes », diverticules ouverts vers l'aval et remplis de boue et de bois flottés par les crues successives.

FIG. 13. — Examples of backwaters, diverticula and oxbow lakes in various types of river networks with strong alluvial influx. Amazon river : free meandering channel. Oxbow lake resulting from a meander having been cut off. Green River : anastomosed channel (after LEOPOLD & WOLMAN, 1957). Diverticula are backwater of meanders and slightly sinuous bends. Dordogne river : deeply entrenched meandering channel. Active alluvial input generates gravel point-bars and lateral banks, insulating « couanes » from the main current. These diverticula, opening downstream are filled with mud and drifted wood provided by floodwaters only.

Source : MNHN, Paris

matériel fluviatile en suspension peuvent maintenir le fonctionnement du piège à cadavres flottés pendant aussi longtemps. La protection contre les nécrophages est fournie par le piège lui-même, un site boueux ne s'asséchant pas entre les crues. Si cette interprétation est correcte, une étude taphonomique détaillée des squelettes les plus complets, de l'âge des individus, des conditions de vie et de mort des diverses espèces, etc., devrait confirmer l'arrivée saisonnière des cadavres victimes de pluies catastrophiques, éclatant et se disloquant sur place (fig. 15-8).

En somme, nous proposons d'interpréter ce gisement de mammifères, constitué de marnes isolées dans une série alluviale banale, comme un dépôt de bras-mort fluviatile resté en communication durablement avec un chenal actif, dans lequel une vie subaquatique de type lacustre était interrompue seulement au moment de crues vraisemblablement annuelles.

On peut aussi expliquer l'existence de dépôts fins sans fossiles, intercalés en lentilles dans la cuvette qui abrite le gisement, comme des épisodes d'isolement du bras mort où la turbidité durable ou une sous-oxygénation ont empêché le développement d'un peuplement lacustre. De même, le niveau à Hélicidés basal, aujourd'hui disparu, a pu se développer pendant l'isolement initial du chenal abandonné, dans un environnement de prairie inondable noyé brièvement par les crues. Le paradoxe le plus difficile à accepter est d'ordre chronologique : la cuvette qui a été creusée par un cours d'eau (chenal) doit être d'abord abandonnée et asséchée (pendant le dépôt de la couche à Hélicidés D) puis remise en eau sur toute son étendue par une crue exceptionnelle (Ce). Le reste du comblement du bras-mort serait dû à des mises en eau limitées, d'étendue plus restreinte, correspondant à une communication plus ou moins bonne avec le chenal actif du cours d'eau (Cd-Ca) mais assez durables pour que les indices d'érosion soient exceptionnels (au niveau du calcaire Cb et au sommet de certains dépôts lenticulaires). On peut expliquer cette nappe d'au stagnante, même en période d'étiage, par l'exhaussement progressif du réseau actif : en surélevant ses levées naturelles à chaque crue et en comblant son chenal, le cours d'eau s'élève plus vite que sa plaine d'inondation et, *a fortiori*, que les anciens chenaux abandonnés au stade initial, avant l'édification des levées. Jusqu'à ce que le chenal abandonné soit comblé, il reste donc un point particulièrement bas par rapport à la plaine d'inondation. Si les eaux de ce creux sont en communication directe avec le cours d'eau, on comprend que les conditions lacustres soient compatibles avec des apports fluviatiles répétés mais de courte durée, au passage de chaque crue. Cette localisation privilégiée peut expliquer à la fois les processus de concentration des ossements et leur fossilisation mais le nombre et la diversité des animaux restent un sujet d'étonnement légitime.

Le retour à un contexte alluvial ordinaire est représenté par les limons de crue jaunes [8] qui ont été apportés par un autre cours d'eau en crue appartenant à un stade ultérieur. Le site de Campané étant alors au cœur de la plaine d'inondation, loin du chenal actif, les inondations successives s'expriment par le litage des limons jaunes que les fouisseurs n'ont pas réussi à détruire totalement. Les chenaux à remplissage sableux [9] et [10] qui couronnent la série de Campané appartiennent au même type de sédimentation, l'axe actif du cours d'eau s'étant déplacé et passant cette fois à l'aplomb du site de Sansan.

RÔLE DE LA DIAGENÈSE DANS LA FOSSILISATION ET DANS LA PRÉSERVATION DU GISEMENT

Le milieu de sédimentation réducteur est une donnée initiale favorable à la fossilisation des ossements mais la très faible perméabilité de la boue argileuse et une diagenèse sous-aquatique sont aussi responsables de la durée des conditions non-oxydantes et non-lessivantes dans l'épaisseur du dépôt, pendant toute la durée de constitution du gisement.

Dans cette boue, la plus évidente manifestation d'une modification diagénétique du sédiment est la compaction. Elle s'exprime par une fracturation et un aplatissement des coquilles les plus fragiles. On peut établir un gradient d'écrasement croissant des plus petits aux plus gros planorbes et, plus encore, en ce qui concerne les coquilles de limnées (fig. 14). Les Hélicidés semblent plus résistants.

Source : MNHN, Paris

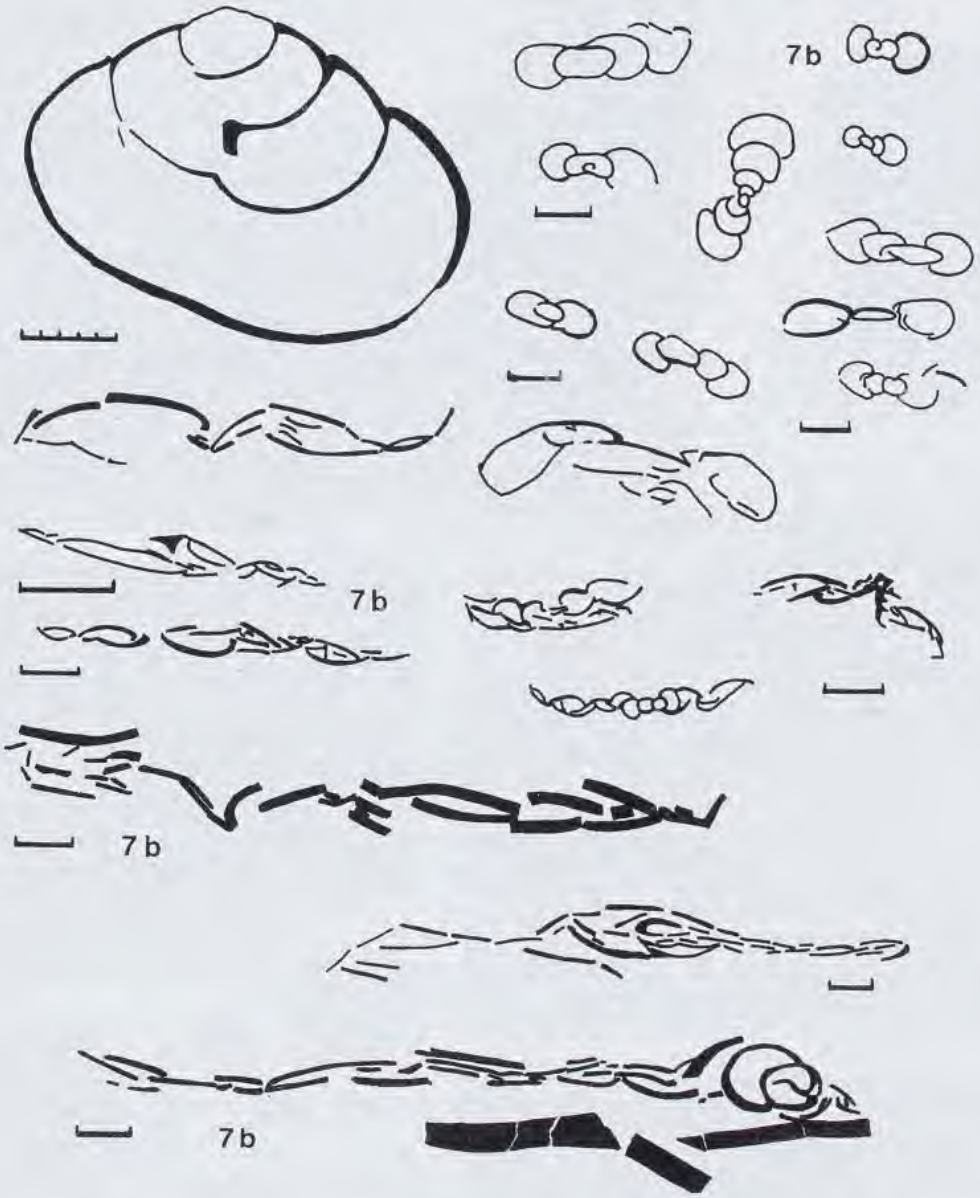


FIG. 14. — Divers états des coquilles de gastéropodes après la compaction, dans les dépôts [7a] et [7b] du gisement de Sansan. Il existe une relation générale entre grande taille des coquilles (planorbes, limnées) et fragmentation par écrasement ; cependant on note une multitude d'exceptions, parmi les plus petites coquilles de planorbes comme pour le gros Hélicidé. L'observation, en lame mince, de la fréquence d'une fragmentation post-dépôt montre qu'il est impossible de se fier à l'état des coquilles dans les résidus de lavage de la fouille pour distinguer les mollusques autochtones des coquilles flottées ou fragmentées, apportées d'un autre biotope. Le mélange de pulmonés terrestres et d'eau douce ne peut cependant se réaliser que dans l'eau, dans le site calme où vivaient limnées et planorbes. Sauf indication contraire ([7b]) les sections figurées appartiennent au niveau [7a]. Barre d'échelle : 1 mm sauf pour l'Hélicidé : 5 mm.

FIG. 14. — Effects of compaction on gastropod shells in [7a] and [7b]. The intensity of the in situ fragmentation is broadly related to the sizes of shells (planorbs, limneas). In addition, observations on thin sections give evidence that fragmentation is frequently a post-depositional process. Therefore it would be inappropriate to use the degree of preservation of shells in sieving (under water) residues as a discriminant factor between autochtonous and allochtonous gastropods in the various fossiliferous beds. However, the mixing of terrestrial pulmonates with freshwater gastropods could only proceed in the lentic sites where limneas and planorbs lived, feeding on subaquatic plants. Unless otherwise indicated ([7b]) all sections belong to [7a]. Scale bar : 1 mm, except for the Helicid : 5 mm.

Source : MNHN, Paris

Les os ont également subi une fracturation qui peut être rattachée au tassement du sédiment mais il serait très hasardeux de distinguer la part de la fragmentation précoce de celle due à la charge lithostatique de la molasse néogène, accumulée au Miocène moyen et supérieur au-dessus du gisement. Une étude de leurs rôles respectifs passe par l'analyse de la compaction des dépôts de l'ensemble de la série régionale.

La forte teneur originelle des sédiments en carbonate de calcium a dû jouer un rôle déterminant dans la diagenèse préservatrice. Elle s'exprime par la fréquence des nodules calcaires dans les marnes les moins fossilifères. Ces nodules sont assez précoces pour avoir limité la compaction : les tests d'ostracodes y sont assez souvent préservés alors que les mollusques sont rarement intacts. Le remplissage sparitique des coquilles vides de sédiment a renforcé rapidement la résistance des tests au tassement ; ils sont mieux conservés que les tests à remplissage de boue.

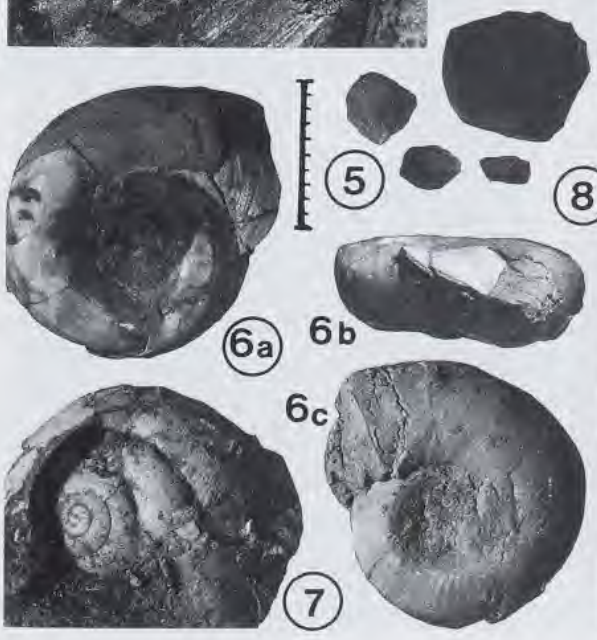
Dans la coupe étudiée, les dépôts restés meubles n'ont livré aucun mollusque intact. Les mieux conservés montrent au moins une fracturation du labre ou un enfoncement de l'apex plat de la spire (Hélicidés) (fig. 15-6, 7), ou encore une fragmentation polygonale et une ovalisation de la section (limnées, planorbes).

Dans le calcaire [7] on observe les mêmes phénomènes de fracturation des tests *in situ*, ce qui prouve que la lithification a succédé à un stade meuble qui s'est prolongé après l'enfouissement sous une charge notable. Le fait que les micro-galets de boue [7b] soient écrasés démontre aussi que la lithification carbonatée est nettement postérieure à leur enfouissement. Toute estimation de la charge nécessaire, qui pourrait donner une idée du temps écoulé depuis le dépôt, serait discutable mais la chronologie relative est assurée : la compaction précède l'oxydation qui est contemporaine de la lithification. En effet les imprégnations ferrugineuses de [7a] et [7b] sont ante- et syn-remplissage sparitique des cavités pédologiques (traces de racines, fentes de dessiccation). En revanche, les grandes taches rousses affectant les marnes fossilifères [5-6], avec une morphologie trompeuse de chenaux (fig. 2 A, extrême gauche) peuvent dater de cette période ou lui être postérieures. L'oxydation généralisée de la série molassique (limons et remplissages de chenaux jaunis) est un phénomène régional qui peut être tardif (Plio-Quaternaire ?). Elle a été localement arrêtée par une barrière imperméable aux circulations phréatiques, constituée à la fois par la nature plus argileuse du gisement et par le calcaire diagénétique [7]. Pour mince qu'elle soit, cette dalle de calcaire nous semble donc avoir joué un rôle déterminant dans la préservation du gisement. Nous rejoignons la conclusion de MEYER (1981) sur le rôle protecteur de cette barre. En effet, là où elle n'existe plus, par suite de l'érosion moderne, les ossements deviennent friables (LARTET, correspondance, *in* CROUZEL, ce volume). Inversement, la pédogenèse très discrète, préservée fidèlement

FIG. 15. — **1**, la fouille de 1990, sur le flanc nord de la colline. Sous le vélum, les couches fossilifères [2 à 6]. Le replat est formé par le calcaire [7]. Les dépôts molassiques fluviatiles [8-10], dont la dalle gréseuse [10] éboulée sur la pente, ont protégé le gisement de l'érosion. Au premier plan, sur des sacs, la marne mise à sécher après extraction, pour récupérer par lavages les pièces osseuses dispersées. **2**, un astragale dont l'usure a précédé l'enfouissement : la boue (grise) a pénétré dans le tissu spongieux interne de l'os. **3**, coquilles d'Hélicidé et de planorbes fragmentées par la compaction, mêlées à des bioclastes coquilliers transportés avec la boue. Niveau [5]. **4**, empreinte de feuille de type roseau ou graminée. Limite entre [7a] et [7b], c'est-à-dire au sommet du faciès de boue à ostracodes. **5**, graviers isolés dans la marne [3] qui démontrent un hydrodynamisme périodiquement important. Échelle = 1 cm. **6**, Planorbe bien conservé mais dont le labre, plus fragile, est enfoncé par la compaction. Niveau [5]. Même échelle que fig. 5. **7**, Hélicidé dont la spire est globalement enfoncée à l'intérieur du dernier tour de la coquille. Niveau [5]. Même échelle que fig. 5. **8**, squelette de panthère dissocié mais éparpillé sur une surface limitée. En l'absence de traces de l'intervention de grands prédateurs ou charognards, on peut en déduire une putréfaction sous l'eau, dans un site calme. Niveau [3].

*FIG. 15. — **1**, the 1990 excavation, on the N flank of the hill. Below velum, fossiliferous beds [2 to 6]. Median shelf produced by limestone bank [7]. Fluviatile molassic deposits [8-10], locally collapsed [10], ensured protection of the site against erosion. In the foreground, marl samples are exposed on bags for drying before being sieved under water for the recovery of scattered bones. **2**, pre-burial wearing out of an astragal bone : mud (grey) has filled cavities in the spongy parts of the bone. **3**, helicid and planorb shells, crushed by compaction and associated with shell fragments transported with mud. [5]. **4**, leaf imprint attributable to reed or graminaceae. Boundary between [7a] and [7b], i.e. floated plant deposited at the top of the ostracod marl. **5**, isolated gravels included in marl [3] reveal periodically important hydrodynamic conditions. Scale = 1 cm. **6**, well preserved planorb shell except for the labrum which has been broken by compaction [5]. Same scale as 15-5. **7**, apical coil of an Helicid, dislocated and pushed into the more resistant, last whorl. [5]. Same scale as 15-5. **8**, skeleton of a panther, dissociated parts being scattered on a small area. No evidence of predator or scavenger action could be observed, suggesting that decay took place underwater in a calm site [3].*

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

par la lithification des deux niveaux [7a] et [7b] semble n'avoir joué aucun rôle dans la constitution du gisement. La finesse des racines et la nature micritique du remplissage des tubulures suggèrent un sol calcaire superficiel, sans profonde ni intense circulation d'eau (zone vadose très réduite), ce que confirme la très mince zone oxydée au sommet de la marne [6].

CONCLUSIONS TAPHONOMIQUES À PARTIR DES DONNÉES SÉDIMENTAIRES

Si nous reprenons les différentes interprétations envisagées, il paraît évident que l'on peut exclure les termes de marais et de mares, contredits par la géométrie du gisement et des couches sous-jacentes. Un lac, ou plus précisément un delta lacustre, se justifierait mieux en raison de la faune malacologique et du calme nécessaire au dépôt de la vase fine qui contient les ossements et parfois des graviers. Cependant, la granulométrie de cette boue et l'abondance des squelettes, généralement incomplets, impliquent une remarquable permanence de l'approvisionnement en cadavres flottés en même temps qu'une sédimentation particulièrement fine.

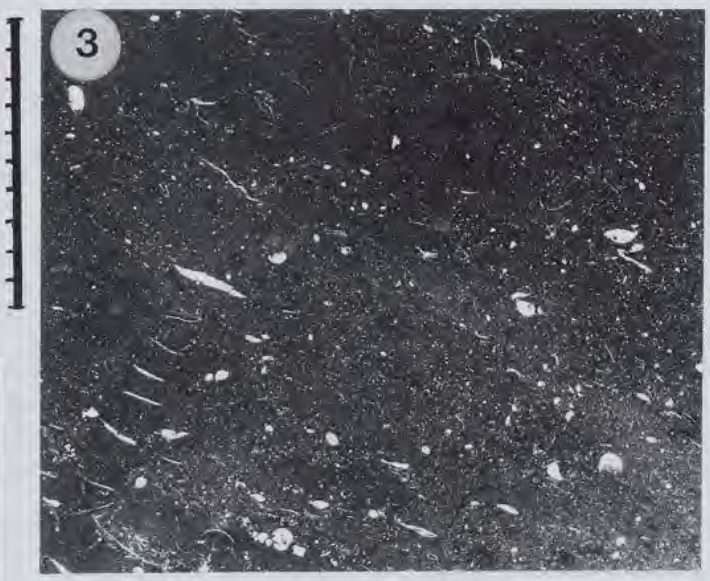
Si l'on admet, avec LARTET, la forme encaissée délimitant les couches fossilifères, il est vraisemblable qu'il s'agit du comblement d'un chenal fluviatile. L'absence presque totale de matériel alluvial grossier et le calme attesté par les mollusques suggèrent un lac formé par l'abandon d'une portion de chenal (lac de méandre abandonné ou bras mort isolé) mais l'importance des apports terrigènes (argile - sables fins) et, surtout, les nombreux restes de vertébrés, plaident plutôt pour un dispositif communiquant directement avec un chenal actif, au moins à chaque crue, et piégeant les cadavres flottés, emportés par le courant impétueux du chenal principal et mis à l'abri du flot par un contre-courant dans un site calme aux eaux turbides.

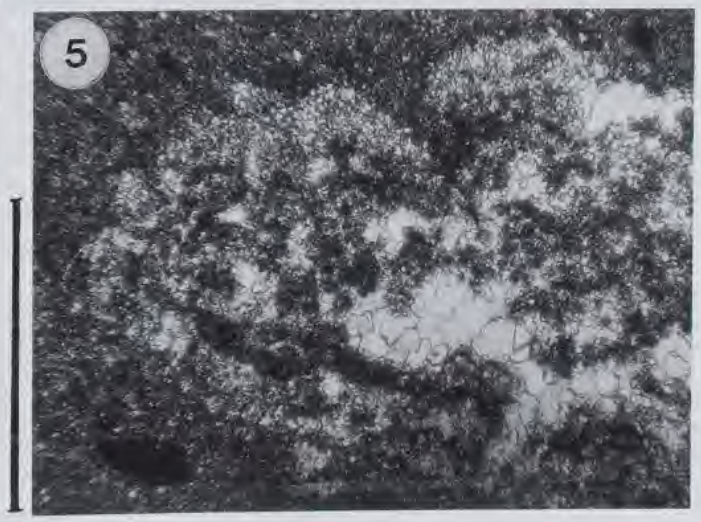
En somme, plutôt qu'un événement catastrophique exceptionnel, le gisement de Sansan semble représenter un site exceptionnellement favorable dans un système de dépôt très banal : le réseau de chenaux probablement anastomosés d'un cône fluviatile molassique. Cette interprétation doit maintenant être confrontée aux données taphonomiques concernant les ossements, que les fouilleurs ont recueillies au fil des années ou qui seront collectées à l'avenir sur ce site ou dans d'autres gisements de marnes coquillières des Molasses pyrénéennes.

FIG. 16. — **1-2**, faciès grenu formé d'intraclastes marneux, de débris stromatolithiques et de rares bioclastes coquilliers. L'aplatissement, dû à la compaction, est nécessairement tardif (post-enfouissement sous une charge épaisse de plusieurs mètres). Niveau [7b]. Échelle = 1 cm. **3**, marne à ostracodes [1], à la même échelle que la figure 2. Un début de lithification précoce (nodulisation) s'exprime par une série de fentes ouvertes (en boutonnière) affectant un remplissage de terrier (à g., oblique). **4**, tubulure de racine très fine (échelle = 1 mm) à remplissage complexe, de travées micritiques encroûtant les restes végétaux maintenant remplacés par une calcite limpide axiale (cf. fig. 9). La ferruginisation des épontes est légèrement postérieure à l'enfouissement. Pédogenèse affectant le niveau [7a]. **5**, microstromatolithe (échelle = 1 mm) très sparitisé, remanié dans la boue à ostracodes [7a]. La désagrégation des cristaux de tels encroûtements stromatolithiques a certainement fourni une grande partie des grains sparitiques concentrés dans le sable [7b] et dispersés dans la boue [1-7 a].

*FIG. 16. — **1-2**, granular facies formed by marl intraclasts, stromatolitic fragments and a few shell bioclasts. Flattening, resulted from compaction and therefore had to be a post-burial process, taking place under several meters of sedimentary load. [7b]. Scale = 1 cm. **3**, Ostracode marl [1], same scale. Incipient early lithification (nodule) is expressed by a set of open cracks localised in the filling of a burrow (left, oblique). **4**, thin root channels (scale = 1 mm) filled with a complex association of micritic septa encrusting the decaying roots which were finally replaced by an axial fill of clear sparite (cf. fig. 9). The ferruginous stain of the wall material is also a post-burial impregnation. Paleosol altering [7a]. **5**, highly sparitised microstromatolite (scale = 1 mm), reworked in ostracode mud[7a]. Broken up crystals issued from such sparitic crusts are a likely source for the sparite grains segregated in [7b] sand and scattered in muds [1-7 a].*

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

Nous remercions MM. L. GINSBURG et F. DURANTHON qui nous ont fait découvrir la complexité de ce gisement célèbre. M. BACHAOUI s'est chargé de la réalisation des granulométries et les lames minces ont été exécutées au Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BALTZER, F., 1982. — Géodynamique de la Sédimentation et diagenèse précoce en domaine ultrabasique (côte ouest de la Nouvelle Calédonie). Mémoire de Thèse, *Collection Travaux et Documents ORSTOM*, Paris, **152**, 250 p., 87 fig., 20 pl.

BALTZER, F. & PURSER, B.H., 1990. — Modern alluvial fan and deltaic sedimentation in a foreland tectonic setting : the Lower Mesopotamian Plain and the Arabian Gulf. *Sedimentary Geology*, **67** : 175-197.

BAUDELOT, S., 1972. — *Étude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers)*. Thèse Université de Toulouse n° 496, 363 p., 89 fig., 16 pl.

BOURGUIGNAT, S., 1881. — *Histoire malacologique de la colline de Sansan*. Masson, Paris, 175 p., 8 pl.

CROUZEL, F., 1956. — Le Miocène Continental du Bassin d'Aquitaine. Thèse d'Etat, Toulouse. *Bulletin du Service de la Carte Géologique de France*, 1957, **248**, 264 p., 1 pl. h.t.

CROUZEL, F., 1982. — Approches sur le climat aquitain durant la première partie du Néogène. Sédimentation molassique continentale. *106 ème Congrès National des Sociétés Savantes, Perpignan, 1981. Sciences* III : 341-350.

CROUZEL, F., 2000. — Histoire du Gisement de Sansan. Les fouilles et les hommes. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **183** : 11-27.

DOLLFUS, G.F., 1915. — Étude sur la molasse d'Armagnac. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4, **15** : 335-340.

ESTEBAN, C.M., 1978. — Vadose pisolithe and caliche. *American Association of Petroleum Geology Bulletin*, **60** : 2048-2057.

FILHOL, H., 1891. — Étude sur les Mammifères fossiles de Sansan. *Annales de la Société Géologique de France*, **21** : 305 p., 46 pl.

HERVIEU, J., 1968. — Contribution à l'étude de l'alluvionnement en milieu tropical. *Mémoires ORSTOM*, Paris, **24** : 466 p.

LARTET, É., 1836. — Lettre à Mr. Michelin sur les premières fouilles de Sansan. *Bulletin de la Société Géologique de France*, séance du 16 mai 1836, **7** : 217-220.

LARTET, É., 1851. — Notice sur la colline de Sansan, suivie d'une récapitulation des diverses espèces d'animaux vertébrés fossiles, avec une liste des coquilles terrestres, lacustres et fluviatiles fossiles du même terrain par Noulet, Dupuy et de Boissy. Portes Imprimeur, Albi, 45 p.

LEOPOLD, L.B. & WOLMAN, M.G., 1957. — River channel patterns : braided, meandering and straight. *U.S. Geological Survey*, Prof. Paper **282 B** : 39-85.

MEYER, R., 1981. — *Rôle de la paléoaltération, de la paléopédologie et de la diagenèse précoce au cours de l'élaboration des séries continentales. Présentation d'exemples choisis dans quelques formations sédimentaires françaises*. Thèse Université de Nancy, 229 p., 53 fig., 26 tabl., 14 pl.

PIMIENTA, J. 1959. — Le cycle Pliocène-Actuel dans les bassins paraliques de Tunis. *Mémoires de la Société Géologique de France*, N.S. **XXXVIII**, 1, Mémoire n° 85, 176 p., 3 pl. h.t.

PLAZIAT, J.C., FREYTET, P. & MAREC, P., 1987. — Sédimentation molassique et paléopédogenèse en Languedoc. *Mémoire n° 3 de l'Association des Sédimentologistes Français*, 127 p.

PRÉVOST, C., 1846. — Sur le gisement des fossiles de Sansan (Gers) (avec 7 cartes et coupes). *Bulletin de la Société Géologique de France*, séance du 2 mars 1846, (2), **3** : 338-346.

PURSER, B.H., AL AZZAWI, M., AL HASSANI, N.H., BALTZER, F., HASSAN, K.M., ORSZAG-SPERBER, F., PLAZIAT, J.C., YACOUP, S.Y. & YOUNIS, W.R., 1981. — Preliminary study of the Quaternary sediments of SE Iraq. Rapport à l'intention du D.G. du Geological Survey of Iraq, 64 p., 11 pl, 2 tabl. h.t.

PURSER, B.H., AL AZZAWI, M., AL HASSANI, N.H., BALTZER, F., HASSAN, K.M., ORSZAG-SPERBER, F., PLAZIAT, J.C., YACOUP, S.Y. & YOUNIS, W.R., 1982. — Caractères et évolution du complexe deltaïque Tigre Euphrate. Symposium « transition eaux douces eaux salées ». Ass. Sédim. Français, Paris, 20-21 janvier 1981. *Mémoires de la Société Géologique de France*, N.S., **144** : 27-42.

RIVIÈRE, A., 1977. — *Méthodes granulométriques, Techniques et Interprétations*. Masson, Paris, 171 p.

VIRET, J., 1939. — Contribution à l'odontologie et à la phylogenèse du genre *Pliopithecus* Gervais . *Annales de Paléontologie*, **40** : 1-50.

Source : MNHN, Paris

6

La macroflore de Sansan

Christiane BLANC-LOUVEL

Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de Paléontologie
8, rue Buffon, F-75005 Paris

RÉSUMÉ

L'étude morphologique des fruits, des graines et des gyrogonites récoltés dans les sédiments de Sansan (France) a révélé la présence de végétaux appartenant aux familles des Ulmaceae, Myristicaceae, Nymphaeaceae et Characeae. Les taxons identifiés montrent que la végétation était caractérisée par la coexistence d'éléments tempérés et tropicaux et se développait sous un climat chaud, à l'image d'autres gisements fossilifères de l'Europe.

ABSTRACT

The Macroflora of Sansan.

Part of the plant material recorded from the Miocene of Sansan (France) consists of isolated organs : casts of fruits, seeds and gyrogonites. A morphological study of these macrofossils revealed the existence of an arborescent and herbaceous aquatic vegetation. According to the relationships with living plants they are shown to belong to the Angiosperms and Charophyta, and have been assigned to four living families : Ulmaceae, Myristicaceae, Nymphaeaceae and Characeae. Some can only be referred to a living family, whereas others are related to a living genus and an extinct species or to a form genus. Temperate elements suggest cooler conditions, but the occurence of plants that are now growing in the tropical zones indicates the coexistence of temperate and tropical elements and a warm climate and a high mean annual temperature in the Miocene flora of this area, as in others localities in Europe.

INTRODUCTION

Le gisement de Sansan est surtout célèbre à la fin du siècle précédent par les mammifères qu'il recèle, les végétaux n'y étant que faiblement représentés.

L'existence de ces derniers est signalée pour la première fois par NOULET (1861) puis presque cent ans plus tard par GRAMBAST (1962), sans avoir fait l'objet d'une description de la part de ces deux auteurs.

BLANC-LOUVEL, J.-C., 2000. — La macroflore de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 109-116. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

Les seuls macrorestes retrouvés sont fragmentaires et se composent de fructifications et de graines. Ils sont conservés sous forme de moulages externes et ne révèlent qu'exceptionnellement les caractères anatomiques.

Jusqu'alors, aucune partie provenant de l'appareil végétatif (feuilles, bois ...) n'a été découverte.

En dépit de la pauvreté de ces restes fossilifères, l'identification des groupes de végétaux auxquels ils se rattachaient a pu être envisagée. En effet, en botanique, parmi les éléments disséminés, les organes qui composent l'appareil reproducteur sont ceux qui offrent les meilleurs critères taxonomiques. Leur morphologie est par exemple beaucoup plus stable que celle des organes foliaires dont les variations peuvent s'observer sur un même individu.

L'étude morphologique des échantillons, de faible envergure (leurs dimensions sont comprises entre 0,5 et 2 cm), a été réalisée à l'aide du stéréomicroscope et du microscope électronique à balayage.

MORPHOLOGIE ET ATTRIBUTION SYSTÉMATIQUE DES FRUCTIFICATIONS

MAGNOLIOPHYTA

La plupart des organes fructifères fossilisés ont été rapportés aux Angiospermes Dicotylédones (Magnoliopsida) au sein du groupe végétal des plantes à fleurs (Magnoliophyta) et comportent des plantes arborescentes et herbacées.

Plantes terrestres arborescentes

Les plantes arborescentes reconnues appartiennent aux Ulmaceae et Myristicaceae, deux familles appartenant respectivement aux Urticales et aux Laurales.

Famille ULMACEAE Mirbel, 1815

C'est à l'un des membres de cette famille qu'est attribué le plus grand nombre de spécimens.

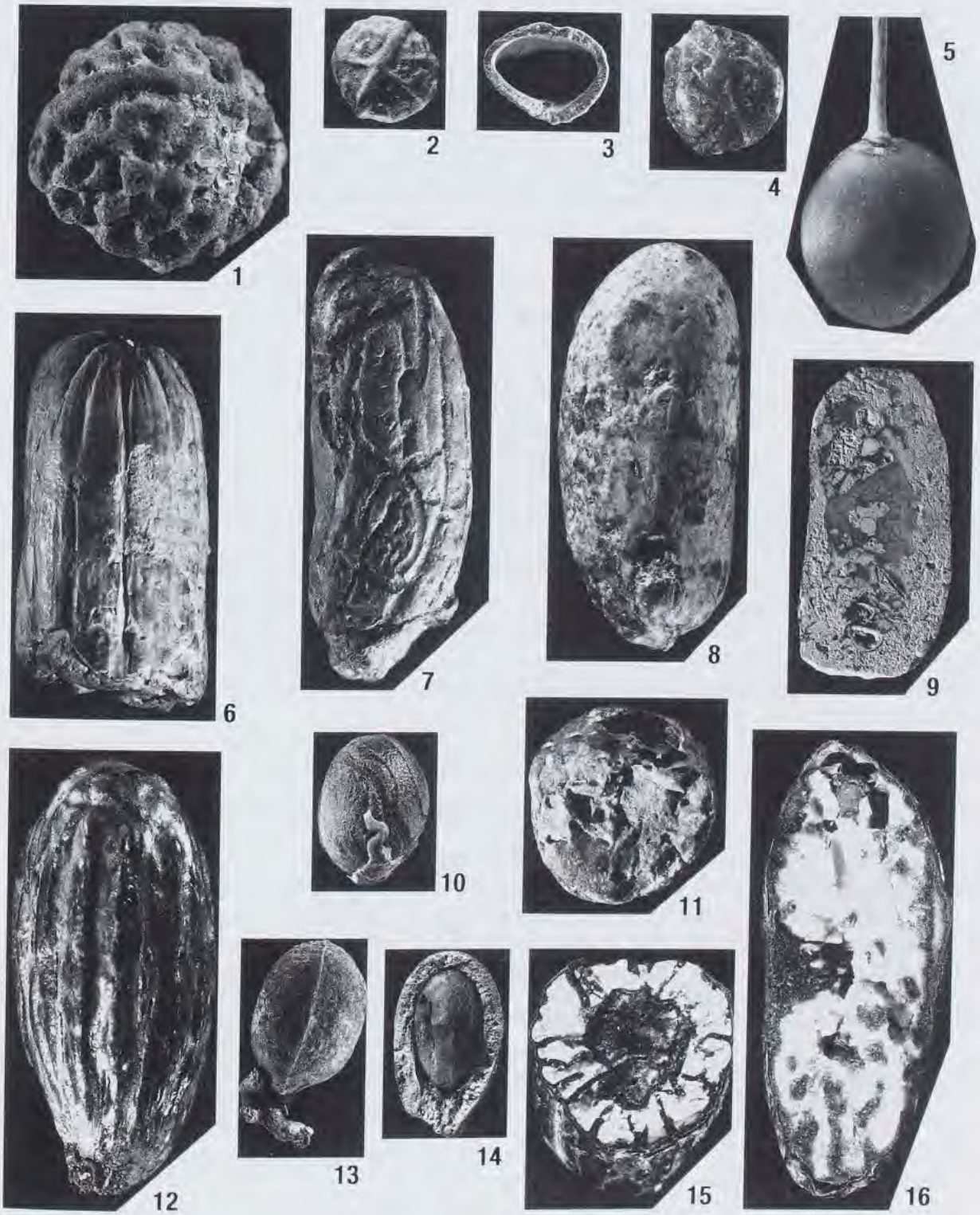
Ceux-ci se présentent sous l'aspect de corpuscules subglobuleux terminés en pointe à leurs deux extrémités et mesurent en moyenne 4,5 mm de diamètre et 5 mm de longueur.

Généralement chacun d'eux se dissocie en deux valves creuses emplies par le sédiment dans lequel ils étaient ensevelis lors de la fossilisation. La paroi de ces valves est relativement épaisse (0,4 mm) et leur surface n'est pas lisse mais ornementée d'un réseau dont les mailles au contour irrégulier sont délimitées par des crêtes au relief assez accusé. L'ensemble est entrecoupé de trois ou quatre côtes longitudinales semi-circulaires plus saillantes (Fig. 1, 2, 3).

Fig. 1-16. — **1-3** : *Celtis lacunosa* (Reus) Kirch., endocarpes : 1, ornementation réticulée de l'endocarpe, x 10 ; 2, ornementation sur un autre échantillon, x 4 ; 3, endocarpe coupé transversalement montrant l'épaisseur du tégument, x 4 ;
4-5 : *Celtis occidentalis* L., espèce actuelle : 4, fruit dépourvu de son péricarpe, x 4 ; 5, fruit avec son péricarpe, x 4 ;
6-16 : Fruits et graines de Myristicaceae. *Myristicarpum miocenicum* Gregor : 6, 7, 8, différents aspects de la surface des graines, x 3 ; 9, 11, coupes longitudinale et transversale d'une graine, x 3. *Myristica kombo* L. espèce actuelle ; 10, graine avec un reste d'arille, x 1. *Myristica fragrans* L., espèce actuelle : 12, graine isolée du fruit, x 3 ; 13, fruit, x 1 ; 14, fruit ouvert montrant la graine à l'intérieur d'une des valves, x 1 ; 15, 16, coupes transversale et longitudinale d'une graine, x 3.

Figs 1-16. — **1-3** : Celtis lacunosa *(Reus) Kirch., endocarps : 1, endocarp reticulated ornamentation, x 10 ; 2, ornamentation of another specimen, x 4 ; 3, transverse section showing thickness of the tegument, x 4 ;*
4-5 : Celtis occidentalis *L., extant species : 4, fruit devoided of pericarp, x 4 ; 5, fruit provided of pericarp, x 4 ;*
6-16 : *Fruit and seeds of Myristicaceae :* Myristicarpum miocenicum *Gregor : 6, 7, 8, features of the seed surface, x 3 ; 9, 11, longitudinal and transverse section of a seed, x 3.* Myristica kombo *L., extant species : 10, seed with remains of arillus, x 1.* Myristica fragrans *L., extant species : 12, seed out of fruit, x 3 ; 13, fruit, x 1 ; 14, fruit cracked away showing the seed inside, x 1 ; 15, 16, transverse and longitudinal section of a seed, x 3.*

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

En les comparant avec les formes végétales actuelles, il apparaît de manière patente que ces moulages offrent des analogies tant dimensionnelles qu'architecturales avec l'endocarpe des fruits du micocoulier, nom vernaculaire du genre *Celtis* L.

Les caractéristiques ornementales de la paroi interne de ces fruits drupacés ont pu être restituées grâce à la dureté de celle-ci, alors que l'enveloppe externe charnue détruite par des agents divers n'a laissé aucune trace dans le sédiment (Fig. 4, 5).

Les endocarpes des fruits de *Celtis* récoltés à Sansan présentent des affinités très étroites avec ceux décrits par KIRCHHEIMER (1957) dans le terrain Miocène d'Allemagne sous l'appellation spécifique *Celtis lacunosa* (Reus) Kirch., 1957 à laquelle ils peuvent être attribués.

Cette espèce fossile est proche de l'espèce actuelle caduciforme *Celtis australis* L. qui de nos jours prospère dans les régions tempérées chaudes du Sud de l'Europe (particulièrement bien adaptée dans la région provençale française), du Nord de l'Afrique et de l'Asie occidentale.

Famille MYRISTICACEAE Brown, 1810

Des moulages trouvés en moins grand nombre que les précédents ont également permis d'identifier les représentants d'une seconde famille, celle des Myristicaceae.

Les échantillons ont la forme de tubes oblongs, arrondis aux extrémités, de 1 cm de diamètre et un peu plus de 2 cm de longueur. Leur surface, recouverte par endroits d'une mince pellicule cireuse et brillante, offre des aspects variés. Elle est soit parcourue par des sillons longitudinaux séparés par des côtes plates ou des stries irrégulières, soit plus ou moins lisse selon le degré d'usure (Fig. 6, 7, 8).

Une section transversale met en évidence une couche externe peu épaisse (0,3 mm) qui émet des digitations inégales et irrégulières en direction de la zone centrale comblée par un sédiment très fin.

La configuration des cellules qui composent l'enveloppe externe et ses digitations a pu être observée dans les parties érodées de quelques spécimens. Ces cellules sont de petite taille et pourvues de parois épaisses (Fig. 9, 11).

Une telle structure évoque celle d'un albumen ruminé et nous conduit tout naturellement à rechercher dans la flore actuelle des points de comparaison avec les organes du même type.

Au terme de cette étude, c'est avec les graines extraites du fruit déhiscent de *Myristica fragrans* L. communément appelé muscadier que les ressemblances se sont avérées les plus marquantes.

Ainsi les stries et les sillons observés sur les fossiles correspondent à l'impression laissée par l'arille, enveloppe frangée qui entoure la graine du muscadier, avant de se détacher de celle-ci (Fig. 10).

Les sections transversales et longitudinales pratiquées sur des graines vivantes confirment également la concordance des caractères anatomiques (Fig. 15, 16).

Ces graines fossiles sont similaires à celles du Miocène moyen provenant des mines de Schwandorf en Allemagne et regroupées dans le genre d'organe *Myristicarpum* créé par GREGOR (1977) sous l'entité spécifique *Myristicarpum miocenicum* Gregor, 1977.

Toutes les espèces de la famille des Myristicaceae, dont le feuillage est persistant, habitent uniquement les régions tropicales d'Asie, d'Amérique ou d'Afrique.

PLANTES HERBACÉES

Famille NYMPHAEACEAE Salisbury, 1805

Des graines fossilisées subglobuleuses aux dimensions comprises entre 1,6 et 2 mm témoignent par leurs caractères morphologiques et structuraux de la présence des Nymphaeaceae.

Source : MNHN, Paris

Selon COLLINSON (1980), les distinctions génériques à partir des graines des plantes aquatiques de cette famille ne peuvent être envisagées qu'en prenant en considération à la fois la structure de leur tégument et la position relative du hile et du micropyle.

Malheureusement, dans ce gisement toutes les graines sont parvenues à maturité et la plupart ont déjà commencé à germer, entraînant de ce fait la disparition, dans la région apicale, des cicatrices hilaire et micropylaire (Fig. 17, 20, 21).

Quant à la structure cellulaire de leur surface tégumentaire, en raison de l'usure des organes fossilisés, celle-ci n'apparaît pas nettement. Elle semble cependant visible dans la région basale de certains échantillons moins endommagés, sous la forme de cellules rectangulaires disposées concentriquement (Fig. 22).

Par contre, le parenchyme des couches sous-jacentes est bien mis au jour (Fig. 21, 23).

Actuellement, les Nymphaeaceae sont très cosmopolites et se rencontrent dans les eaux douces et tranquilles, à l'exception de quelques espèces qui fréquentent des milieux plus saumâtres.

CHLOROPHYTA

Famille CHARACEAE Richard, 1815

Un autre groupe de plantes aquatiques est représenté par les Charophytes, rattachées par la plupart des auteurs aux Chlorophytes ou algues vertes comme en atteste la découverte de gyrogonites. Ces organes subovalaires d'environ 0,5 mm, composés de cinq cellules calcifiées jointives disposées en spirales sénestres autour de la cellule reproductrice femelle, possèdent les caractères distinctifs propres à la famille des Characeae (Fig. 24 à 28).

La fossilisation, qui n'a pas réussi à préserver la coronule, n'autorise pas à aller plus avant dans la détermination taxonomique (PECK, 1946)

À l'image des Nymphaeaceae, les Characeae, également très cosmopolites, vivent dans les eaux douces ou plus rarement saumâtres ou bien encore les mers peu salées.

INTERPRÉTATION PALÉOCLIMATIQUE ET PALÉOÉCOLOGIQUE

Malgré leur faible nombre, les taxons identifiés apportent quelques informations sur le milieu et les conditions climatiques dans lesquels s'est installée la couverture végétale.

Il ressort clairement que l'assemblage floristique se composait de végétaux dont les représentants actuels occupent les uns des régions tropicales, les autres des régions tempérées. Pour que ces deux formes aient pu cohabiter en un même lieu, il faut nécessairement admettre que la chaleur ambiante devait être suffisante pour permettre aux plantes thermophiles, apparentées aux espèces *Celtis australis* L. et *Myristica fragrans* L., de s'épanouir.

La présence du genre *Celtis* L. laisse supposer, par analogie avec ses congénères actuels, que parmi les formes arborescentes retrouvées certaines subissaient la défoliation, traduisant ainsi par ce phénomène un rythme biologique saisonnier.

Ces remarques amènent à considérer que sur le site de Sansan à l'époque du Miocène moyen régnait vraisemblablement un climat tempéré chaud, avec des saisons probablement moins marquées et des températures moyennes annuelles plus élevées qu'aujourd'hui (WOLFE, 1978).

Enfin, par leur mode de vie aquatique, les Nymphaeaceae et Characeae impliquent obligatoirement dans la physionomie du paysage l'existence d'une rivière ou d'étendues lacustres, marécageuses ou lagunaires.

Source : MNHN, Paris

COMPARAISON AVEC D'AUTRES GISEMENTS

Les sédiments continentaux du Miocène moyen recelant des végétaux sont relativement rares et surtout moins riches et moins diversifiés que ceux déposés durant les autres périodes du Cénozoïque, notamment au Paléogène et au début du Néogène.

En France, par exemple, les deux gîtes fossilifères de Montady et de la Motte d'Aigues, contemporains de Sansan, situés respectivement dans les régions languedocienne et provençale, ont livré une microflore dont les entités botaniques représentées sont plus nombreuses et plus variées qu'à Sansan. Cette dernière ne reflète cependant pas une exubérance de la végétation comparable à celle observable dans les macroflores aquitaniennes d'Armissan (Aude) et d'Aix-en-Provence (Bouches-du-Rhône) décrites par SAPORTA (1862, 1863, 1865, 1867) ou bien dans celle du Miocène plus tardif du Massif du Coiron en Ardèche (GRANGEON, 1958).

L'analyse des inventaires floristiques des gisements cénozoïques élargie à l'Europe (Allemagne, Royaume-Uni, Belgique, Pologne, Hongrie, Espagne, Portugal, entre autres) ainsi qu'à l'Amérique du Nord et à l'Asie conduit à une interprétation tout à fait similaire et permet de mettre en évidence dans la population végétale du Miocène moyen un appauvrissement général en formes tropicales par rapport aux périodes antérieures (DUPERON & DUPERON-LAUDOUENEIX, 1985 ; LEMOIGNE, 1988).

Le fait que les conifères ne figurent pas parmi les éléments recensés à Sansan ne signifie pas pour autant leur absence du couvert végétal. D'autres gisements du même âge ont en effet révélé la présence de Taxodiaceae ou de Pinaceae et, comme on peut le remarquer dans les couches datées du Miocène moyen du bassin du Tage au Portugal, il s'agit peut-être ici d'une fréquence moindre des Gymnospermes (AUTUNES & PAIS, 1982).

La plupart des familles reconnues à Sansan, à l'exception des Myristicaceae, se retrouvent dans les sédiments d'âge identique où elles sont souvent accompagnées de plantes appartenant notamment aux Fagaceae, Lauraceae, Myricaceae, Palmae, mais aussi dans des dépôts plus anciens (BESSEDIK, 1985).

En ce qui concerne les Ulmaceae, dès l'Eocène des endocarpes de *Celtis* L. ont été récoltés en Angleterre dans les London Clay (REID & CHANDLER, 1933) et en France dans l'Hérault (REID, 1937). Les organes foliaires attribués à ce genre deviennent abondants à l'Oligocène puis au Miocène, surtout en Europe (Allemagne, Suisse, République Tchèque, Pologne, France), pour se raréfier au cours du Pliocène.

Des feuilles fossilisées dans les couches du Crétacé supérieur de la République Tchèque (*Celtidophyllum praeaustrale* Krasser, 1911) correspondraient aux restes les plus anciens de la famille (COLLINSON, 1983).

Les Myristicaceae se rencontrent moins fréquemment à l'état fossile. Cependant dès le Paléocène un bois africain a été attribué au genre *Miristicoxylon* par BOUREAU (1950).

Quant aux deux autres familles, leur apparition est également plus lointaine. Elle remonterait au Crétacé inférieur pour les Nymphaeaceae et au Dévonien pour les Characeae, avec comme pour les familles précédentes un plein épanouissement se situant au Paléogène.

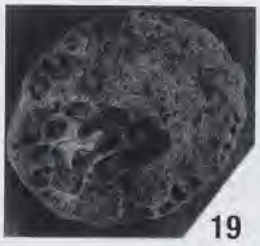
FIG. 17-28. — **17-23** : Nymphaeaceae, graines fossiles : 17, vue latérale, x 15 ; 18, vue basale, x 30 ; 19, vue apicale, x 15 ; 20, 21, graines en germination, x 15 ; 22, surface tégumentaire de la région basale, x 200 ; 23, surface érodée faisant apparaître les cellules parenchymateuses, x 20 ; **24-28** : Characeae, gyrogonites fossiles : 24-26, vue latérale, x 30 ; 27, 28, vue basale montrant les cinq cellules spiralées, x 100 et × 30.

*FIGS 17-28. — **17-23** : Nymphaeaceae, fossils seeds : 17, lateral view, x 15 ; 18, basal view, x 30 ; 19, apical view, x 15 ; 20, 21, germinated seeds, x 15 ; 22, detail of seed surface, x 200 ; 23, eroded surface showing parenchymatous cells, x 20 ; **24-28** : Characeae, fossils gyrogonites : 24-26, lateral view, x 30 ; 27, 28, basal view showing five spiraled cells, x 100 and × 30.*

Source : MNHN, Paris

17

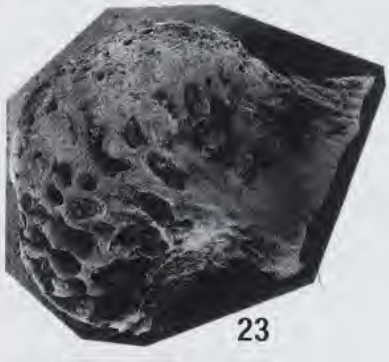
18


19

20

21

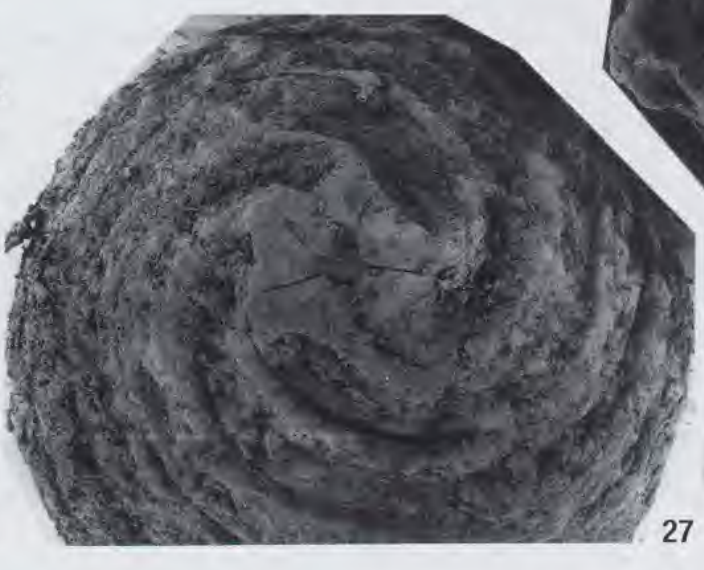
22


23

24

25

26


27

28

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

Si l'analyse systématique des macrorestes recueillis à Sansan ne rend pas compte de manière parfaitement exhaustive de la population végétale de la région au Miocène moyen, elle donne néanmoins une image partielle de sa diversité.

Les plantes terrestres ou aquatiques arborescentes ou herbacées qui se sont développées dans ce lieu se répartissent dans plusieurs familles appartenant à deux groupes de végétaux, les Angiospermes et les Charophytes.

Les taxons recensés montrent que des formes tropicales cohabitaient avec des formes tempérées sans que l'on puisse toutefois évaluer les pourcentages des unes et des autres, en raison de l'insuffisance du nombre d'échantillons récoltés. Cet assemblage paléofloristique se retrouve dans d'autres gisements européens et laisse supposer qu'une grande partie de ce continent bénéficiait au Miocène moyen d'un climat chaud.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUTUNES, M.T., & PAIS, J., 1982. — Climate during Miocene in Portugal and its evolution. *Paléobiologie continentale*, Montpellier, **14**, (2) : 75-89.

BESSEDIK, M., 1985. — *Reconstitution des environnements miocènes des régions Nord-Ouest méditerranéennes à partir de la palynologie*. Thèse Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier : 1-162.

BOUREAU, E., 1950. — Étude Paléoxylologique du Sahara (part. 9), sur un *Miristicoxylon princeps* n. gen., du Danien d'Asselar (Sahara soudanais). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, **22** (4) : 523-528.

COLLINSON, M.E., 1980. — Recent and Tertiary Seeds of the Nymphaeaceae sensu lato with a Revision of *Brasenia ovula* (Brong.) Reid and Chandler. *Annals of Botany*, London, **46** : 603-632.

COLLINSON, M.E., 1983. — Fossil plants of the London clay. *Palaeontological Association Field Guide n° 1*, London : 1-121.

DUPERON, J., & DUPERON-LAUDOUENEIX, M., 1985. — Considérations sur les gisements à végétaux tertiaires du Sud-Ouest de la France. *Bulletin de la Section des Sciences*, Paris, **8** : 197-212.

GRAMBAST, L., 1962. — Flore de l'Oligocène supérieur du Bassin de Paris. *Annales de Paléontologie*, Paris, **48** : 1-80.

GRANGEON, P., 1958. — Contribution à l'étude de la paléontologie végétale du massif du Coiron (Ardèche). *Mémoire de la Société d'histoire naturelle d'Auvergne*, **6** : 1-291.

GREGOR, H.J., 1977. — Subtropische Elemente im europäischen Tertiär II (Fruktifikationen). *Paläontologische Zeitschrift*, Stuttgart, **51** (3/4) : 199-226.

KIRCHHEIMER, F., 1957. — *Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit*. Halle-Saale : 1-783.

LEMOIGNE, Y., 1988. — La flore au cours des temps géologiques. *Géobios*, Mémoire spécial **10** (2) : 1-296.

NOULET, J.B., 1861. — De la répartition stratigraphique des corps organisés fossiles dans le terrain tertiaire moyen ou Miocène d'eau douce du Sud-Ouest de la France d'après les gisements des bassins de la Garonne et de l'Ariège. *Mémoire de l'Académie Impériale des Sciences, Inscriptions Belles Lettres*, Toulouse, 5e série, **5** : 125-170.

PECK, R.E., 1946. — Fossil Charophyta. *American midland naturalist*, USA, **36** (2) : 275-278.

REID, E.M., & CHANDLER, M.E.J., 1933. — The London clay flora. *British museum Natural history*, London : 1-561.

REID, E.M., 1937. — *Celtis eocenica* n. sp. Eocène de Réals, près Béziers. *Bulletin de la Société d'étude des sciences naturelles de Béziers*, Toulouse, **40** : 96-98.

SAPORTA, G. — Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque Tertiaire. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique et Biologie Végétale*, Paris, 1862 — **17** : 191-311 ; 1863 — **19** : 6-124 ; 1865 — **4** : 5-264 ; 1867 — **8** : 1-136.

WOLFE, J.A., 1978. — A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *American Scientist*, **66** : 94-103.

Source : MNHN, Paris

7

Palynologie et environnement du site de Sansan

Marguerite SALARD-CHEBOLDAEFF [1]
& Marie-Françoise OLLIVIER-PIERRE [2]

[1] Paléobotanique et Paléoécologie, UPMC, 12, rue Cuvier, F-75005 Paris
[2] Institut de Géologie, Université de Rennes I, Campus Beaulieu, F-35042 Rennes Cedex

RÉSUMÉ

La couche violette de Sansan a livré une palynoflore peu variée, dominée par des Pinaceae de la flore altitudinale et par des spores d'Algues qui proliféraient à la surface des étendues marécageuses.

ABSTRACT

Palynology and environment of Sansan.

The violet-coloured layer of Sansan has yielded a palynoflora of low diversity, dominated by Pinaceae pollen which belongs to a high-altitude flora, and by spores of Algae that proliferated in a marshy area.

INTRODUCTION

Dans le cadre d'un travail de synthèse sur le gisement de Sansan, célèbre par sa faune, il était intéressant d'en étudier la flore et contribuer ainsi à la reconstitution de l'environnement.

En 1990, au cours d'une mission sur le site, des prélèvements de sédiments ont été effectués en affleurement, en vue d'une étude palynologique. Quatre échantillons récoltés dans la « couche violette » sur le front de taille d'environ 20 mètres de long ont été analysés. Ils portent les numéros SAN 1, SAN 2, SAN 3, SAN 4.

SALARD-CHEBOLDAEFF, M. & OLLIVIER-PIERRE, M.-F., 2000. — Palynologie et environnement du site de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 117-127. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

TRAITEMENT DES ÉCHANTILLONS ET MÉTHODES DE TRAVAIL

Les échantillons, réduits en poudre par broyage, ont subi une attaque chimique à HCl et à HF pour en éliminer la phase minérale. Le résidu, recueilli sur une toile à blûter, de maille égale à 10 µm, a été soumis à un court passage aux ultra-sons. Les observations ont été faites en microscopie optique avec un objectif 100 à immersion.

Au cours de cette étude, non seulement les déterminations des sporomorphes ont été prises en compte, mais également les données fournies par l'examen du palynofaciès.

Le palynofaciès

Les préparations sont relativement riches en matière organique. Les débris végétaux sont nombreux, de teinte jaune à brun-clair ; des tissus ligneux plus fréquents que les fragments de cuticule, des trachéides aréolées de gymnospermes et quelques éléments de vaisseaux d'angiospermes (Fig. 22-23) ont pu être déterminés.

Des débris noirs, carbonifiés, de taille variable (30 à 120 µm) sont toujours présents en grande quantité ; les uns sont sous forme de baguette, d'autres, majoritaires, sont isodiamétriques et d'aspect anguleux ; quelques débris ambrés sont plus rares.

La matière organique amorphe (MOA) n'est jamais très importante ; de couleur jaune très clair, elle se présente en petits amas floconneux.

Parmi les microfossiles, les pollenospores sont relativement peu abondants et peu variés. Les échantillons SAN 2 et SAN 3 en sont pratiquement dépourvus. Toutefois, l'échantillon SAN 1 se caractérise par de nombreuses formes algaires, par des spores et des filaments fongiques et par la dominance de grains de pollen « disaccates » (c'est-à-dire pourvus de deux ballonnets) de gymnospermes présentant un fort degré de corrosion.

En dépit du traitement HF, quelques frustules de Diatomées pennées et centriques (g. *Coscinodiscus*, Fig. 10) ont pu être observés.

L'échantillon SAN 2 a livré des microrestes fauniques ; il s'agit de Thecamoebiens et de fragments d'insectes (= extrémité d'appendice biramé, tégument avec soies, mandibules, Fig. 1 et Fig. 5-6).

La flore

On ne trouvera pas ici d'étude quantitative en raison du faible nombre de spécimens. Il ne sera donc fait mention que d'une fréquence relative.

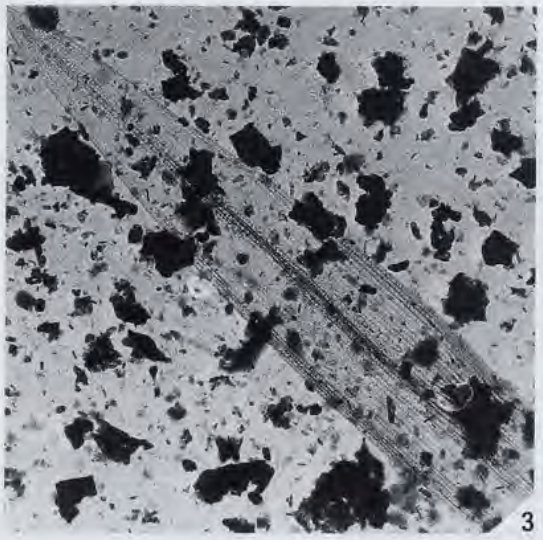
Fig. 1-8. — **1** : SAN 2, Palynofaciès (x 70). 1 : débris noirs ; 2 : Thécamoebien ; 3 : filament fongique ; **2** : SAN 1, Palynofaciès (x 100). 1 : débris noirs ; 3 : filament fongique ; 4, 6 : débris ligneux ; 5 : pollen « disaccate » de gymnospermes ; **3** : SAN 3, Fragment de diatomée pennée (x 500 environ) ; **4** : SAN 4, Chlorococcale (x 500) ; **5** : SAN 2, mandibule d'insecte (x 500) ; **6** : SAN 2, tégument à soies d'Arthropodes (x 500) ; **7** : SAN 2, spores de champignons (x 1000) ; **8** : SAN 1, filaments fongiques (x 500 environ).

*Figs 1-8. — **1** : SAN 2, Palynofacies (x 70). 1 : dark debris, 2 : Thecamoebia, 3 : fungal filament ; **2** : SAN 1, Palynofacies (x 100). 1 : dark debris, 2 : Thecamoebia, 3 : fungal filament, 4, 6 : wood fragments, 5 : disaccate gymnospermous pollen grain ; **3** : SAN 3, Fragment of pennate Diatom (x 500) ; **4** : SAN 4, Chlorococcale (x 500) ; **5** : SAN 2, Insect mandible (x 500) ; **6** : SAN 2, Arthropod integument with hairs (x 500) ; **7** : SAN 2, Fungal spores (x 1000) ; **8** : SAN 1, Fungal mycelium (x 500).*

Source : MNHN, Paris

1

2



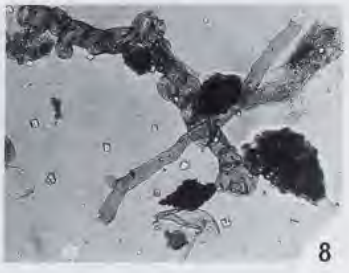
3

4

5

6

7



8

Source : MNHN, Paris

ALGUES CHLOROPHYCÉES

Chlorococcales (Fig. 4)

La forme figurée ici est tout à fait comparable à celle qui existe dans le Malm du Jura méridional ; elle n'est attribuée que de façon douteuse à une chlorococcale actuelle (Courtinat, 1989) ; très rare.

Zygnémales

Les spores de Zygnémales sont relativement communes et fréquentes dans les sédiments cénozoïques d'origine lacustre. Les différentes formes observées ici appartiennent au genre morphographique *Ovoidites* (Potonié, 1951) Krutzsch, 1959.

Quatre morphotypes ont pu être distingués :

— Type A (Fig. 30) : forme ovoïde, de 40 à 50 µm de longueur, paroi épaisse (supérieure à 1 µm), surface généralement lisse, parfois ponctuée ; très fréquent.

— Type B (Fig. 33-34-35) : diffère de la forme précédente par son aspect fusiforme, sa taille de 50 à 80 µm et la présence d'une « fissure » longitudinale plus ou moins marquée ; il peut être rapproché d'espèces du genre *Spirogyra* Link, 1820 ; fréquent.

— Type C (Fig. 31-32) : forme plus ou moins arrondie à surface lisse, paroi fine (environ 1 µm), donnant un aspect chiffonné ; taille moyenne 45 µm ; fréquent.

— Type D (Fig. 11-12-14-17) : forme ovoïde, souvent de grande taille (environ 50 µm) et possédant une forte ornementation rugulée ; appartient probablement au genre *Spirogyra* ; moins fréquent.

CHAMPIGNONS

Les restes rapportés aux champignons sont nombreux ; ils se présentent sous forme de spores uni- ou pluricellulaires, de filaments cloisonnés ou non, à paroi lisse ou granuleuse et sous forme de fructifications (cf. genre *Microthyrium* Desm., 1841 ; Fig. 13-16).

PTÉRIDOPHYTES

Elles sont très peu nombreuses :

— Isoetaceae cf. *Isoetes* L., 1753 (Fig. 24).

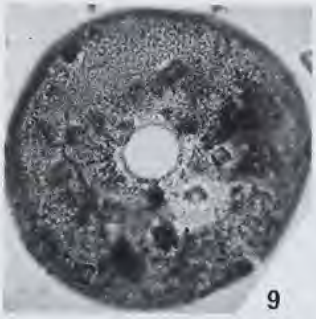
— Pteridae cf. *Pteris* L., 1753 ; rare (Fig. 25-26).

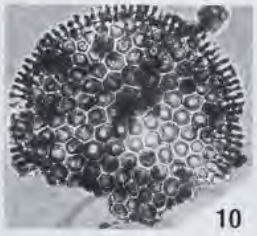
— Selaginellaceae cf. *Selaginella* Beauv., 1804 (Fig. 27).

Fig. 9-23. — **9** : Thécamoebien, genre *Arcella* (x 500) ; **10** : Diatomée centrique, genre *Coscinodiscus* (x 500) ; **11, 12, 14, 17** : Spores de Zygnémales, type D (x 500) ; **13, 16** : Champignon, cf. genre *Microthyrium* (x 1000) ; **15** : Portion d'épiderme (x 500) ; **19, 20** : Trachéides de bois de gymnosperme ; ponctuations radiales aréolées abiétinéennes (x 500) ; **18, 21** : Champ de croisement de bois gymnospermien avec leurs ponctuations de type oculipore (x 500) ; **22** : Portion de vaisseau ponctué d'Angiosperme (x 500) ; **23** : Portion de vaisseau angiospermien montrant des épaississements spiralés (x 1000).

*Figs 9-23. — **9** : Thecamoebia, genus* Arcella *(x 500) ; **10** : Centric Diatom, genus* Coscinodiscus *(x 500) ; **11, 12, 14, 17** : Zygospores of Zygnemataceae, type D (x 500) ; **13, 16** : Fungi, cf. genus* Microthyrium *(x 1000) ; **15** : Epiderm fragment (x 500) ; **19, 20** : Gymnospermous wood tracheid with abietinean pits on radial wall (x 500) ; **18, 21** : Cross-fields in gymnosperm wood with circular bordered pits (x 500) ; **22** : Fragment of angiospermous vessel with alternated pits (x 500) ; **23** : Fragment of angiospermous vessel with spiral thickenings (x 1000).*

Source : MNHN, Paris


9


10

11

12

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

Source : MNHN, Paris

PHANÉROGAMES GYMNOSPERMES

Pinaceae — Abietoideae

— cf. *Abies*, très rare (Fig. 45) ; — cf. *Cathaya*, très rare ; — *Picea*, assez fréquent (Fig. 40) ; — cf. *Cedrus*, douteux.

Podocarpaceae

— cf. *Podocarpus*, très rare, (Fig. 41).

PHANÉROGAMES ANGIOSPERMES

Betulaceae cf. *Corylus*, rare (Fig. 51).

Compositae tubuliflorae, type *Vernonia*, très rare, (Fig. 52).

Fagaceae cf. *Fagus*, rare, (Fig. 53), *Quercus*, assez fréquent (Fig. 48-49-50).

Poaceae, très rares.

Hamamelidaceae cf. *Hamamelis*, très rare.

Liliaceae cf. *Lilium*, très rare (Fig. 54).

Platanaceae cf. *Platanus*, très rare.

Ulmaceae cf. *Ulmus* ; très rare.

N.B. — Le mauvais état de conservation de la plupart des formes observées et leur petit nombre nous ont conduites à laisser beaucoup de spécimens en nomenclature ouverte.

DISCUSSION

Les résultats obtenus quant à la richesse de la palynoflore ne répondent pas tout à fait à ce que l'on attendait. La pauvreté des taxa s'explique peut-être par le fait qu'un seul niveau a pu être analysé (même s'il a subi plusieurs séries de traitements pour obtenir la meilleure représentation possible de la végétation).

Toutefois, deux types d'éléments sont mis en évidence :

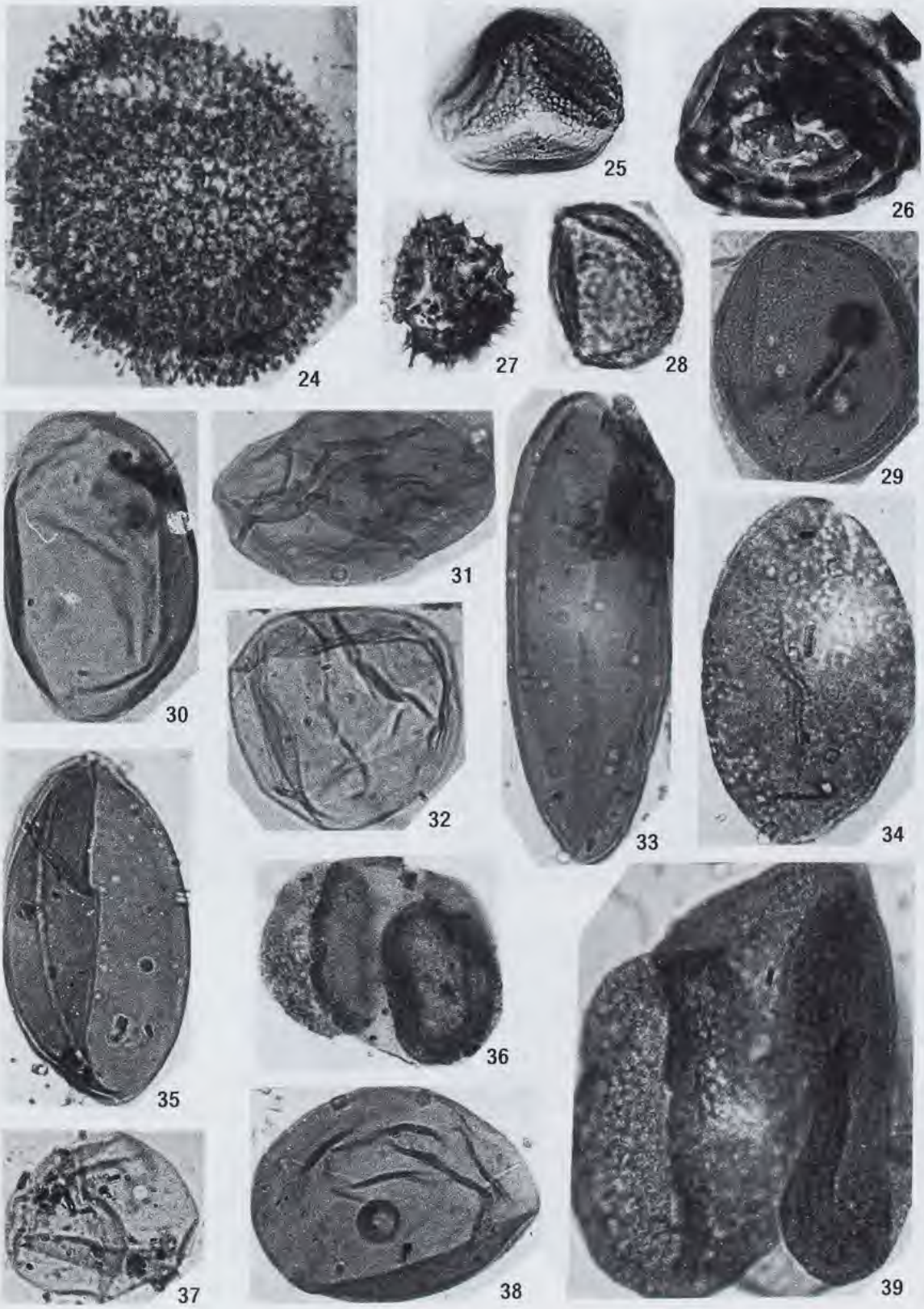
— des éléments autochtones représentés essentiellement par des algues d'eau douce ;

— des éléments allochtones, pour partie anémophiles, parmi lesquels les grains de pollen « disaccates » de gymnosperme sont les plus nombreux. En revanche, il est à remarquer que les spores et grains de pollen pouvant être transportés par voie aquatique sont très rares dans le spectre pollinique.

FIG. 24-39. — **24** : Spore de Ptéridophytes, cf. genre *Isoetes* (x 1000) ; **25, 26** : Spores trilètes de Ptéridophytes, cf. Pteridae (x 1000) ; **27** : Spore trilète de Ptéridophytes, cf. genre *Selaginella* (x 1000) ; 28 : Spore monolète de Ptéridophyte (x 1000) ; **29, 30** : Spores de Zygnémales, Type A (x 1000) ; **31, 32** : Spores de Zygnémales, Type C (x 1000) ; **33, 34, 35** : Spores de Zygnémales, Type B (x 1000) ; **36** : Grain de pollen à ballonnets de Gymnosperme, cf. genre *Pinus* (x 1000) ; **37, 38** : Grains de pollen monoporés de Poaceae (x 1000) ; **39** : Grain de pollen à ballonnets, cf. genre *Picea* (x 1000).

*FIGS 24-39. — **24** : Pteridophytic spore, cf. genus* Isoetes *(x 1000) ; **25, 26** : Trilete spores of Pteridinae (x 1000) ; **27** : Pteridophytic trilete spore, cf. genus* Selaginella *(x 1000) ; **28** : Pteridophytic monolete spore (x 1000) ; **29, 30** : Zygospores of Zygnemataceae, Type A (x 1000) ; **31, 32** : Zygospores of Zygnemataceae, Type C (x 1000) ; **33, 34, 35** : Zygospores of Zygnemataceae, Type B (x 1000) ; **36** : Disaccate gymnospermous pollen grain, cf. genus* Pinus *(x 1000) ; **37, 38** : Monoporate pollen grain of Poaceae (x 1000) ; **39** : Disaccate gymnospermous pollen grain, cf. genus* Picea *(x 1000).*

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

La comparaison avec d'autres gisements du nord-ouest méditerranéen de même âge et de même latitude reste cependant possible. BESSEDIK (1985) décrit pour les gisements de Montady, Poussan, Montbazin, Issanka, Mèze, une flore riche, composée de taxa angiospermiens variés (Juglandaceae, Amaranthaceae / Chenopodiaceae, Poaceae, Asteraceae et Ericaceae...) et d'un fort pourcentage de grains de pollen à ballonnets de Gymnospermes.

D'autres gisements plus nordiques, d'âge miocène supérieur, offrent également une riche palynoflore (MÉON-VILLAIN, 1970 ; JAN DU CHÊNE, 1974).

Pour l'Aquitaine, HUARD (1966) a effectué des études paléobotaniques de plusieurs gisements de lignites (mines d'Hortens, mines d'Arjuzanx) dans lesquels un fragment de mandibule de *Dorcatherium* a permis à l'auteur d'avancer un âge miocène supérieur, peut-être même pré-Pontien pour le bassin d'Arjuzanx. C'est dans ce dernier (d'âge voisin de celui de Sansan) qu'ont été découverts des bois fossiles rapportés aux genres actuels *Taxodium, Sequoia, Sequoiadendron* (3 genres disparus d'Europe au Pliocène) et *Pinus* permettant de supposer l'existence à cette époque de forêt mixte sous climat humide.

Sur le lignite d'Hortens dont l'âge apparaît postérieur à celui de Sansan, puisque situé au-dessus du Miocène, une étude avait été menée en 1941 par DUBOIS *et al.* Entre autres, l'étude palynologique indique un « ensemble très pauvre et très clairsemé » composé d'essences reconnues à Sansan telles *Corylus, Fagus, Quercus* et en particulier *Pinus* dont le pourcentage est le plus élevé, bien qu'en mauvais état de conservation ; selon les auteurs, la plupart des végétaux auraient été détruits jusqu'à humification totale.

Plus tard, en 1988, une étude pluridisciplinaire (BUGNICOURT *et al.*) a été menée sur le Miocène supérieur de Capvern (plateau de Lannemezan). Des bois fossiles de Taxodiacées rappelant ceux d'HUARD ont été mis en évidence par PRIVÉ-GILL et DUPÉRON et l'étude palynologique par SAUVAGE a révélé un niveau de base pauvre en restes végétaux, un niveau supérieur plus riche avec des spores de Ptéridophytes, des grains de pollen de Gymnospermes (*Abies, Cedrus, Cathaya, Dacrydium, Keteleeria,* à côté de *Pinus* prépondérant) et d'Angiospermes (*Fagus, Quercus* dominants). En conclusion « le paysage végétal révèle dans son ensemble un climat plus chaud et plus humide que le climat actuel avec présence d'éléments subtropicaux ».

Le seul point commun entre ces différents gisements est l'abondance des grains de pollen « disaccates » de Gymnospermes qui apparaissent ainsi comme élément dominant, pouvant éventuellement caractériser la flore miocène de la région aquitaine.

D'après ces données, une question se pose : la pauvreté de la palynoflore de Sansan reflète-t-elle celle d'une végétation soumise à des conditions climatiques sévères ou est-elle due à un problème de fossilisation ?

FIG. 40-54. — **40** : Grain de pollen à ballonnets, cf. genre *Cathaya* (x 1000) ; **41** : Grain de pollen à ballonnets, cf. genre *Podocarpus* (x 1000) ; **42, 43, 46** : Grains de pollen à ballonnets, cf. genre *Pinus* (x 1000) ; **44** : Grain de pollen à ballonnets, cf. genre *Picea* (x 1000) ; **45** : Grain de pollen à ballonnets, cf. genre *Abies* (x 1000) ; **47** : Grain de pollen tricolpé d'Angiosperme (x 1000) ; **48, 49, 50** : Grains de pollen tricolporoïde, cf. genre *Quercus* (x 1000) ; **51** : Grain de pollen triporé, cf. genre *Corylus* (x 1000) ; **52** : Grain de pollen tricolporé d'Angiosperme (x 1000) ; **53 a et b** : Grain de pollen tricolporé, cf. genre *Fagus* (x 1000) ; **54** : Grain de pollen monosulqué de Liliacées (x 1000).

*FIGS 40-54. — **40** : Disaccate gymnospermous pollen grain, cf. genus* Cathaya *(x 1000) ; **41** : Disaccate gymnospermous pollen grain, cf. genus* Podocarpus *(x 1000) ; **42, 43, 46** : Disaccate gymnospermous pollen grain, cf. genus* Pinus *(x 1000) ; **44** : Disaccate gymnospermous pollen grain, cf. genus* Picea *(x 1000) ; **45** : Disaccate gymnospermous pollen grain, cf. genus* Abies *(x 1000) ; **47** : Tricolpate angiospermous pollen grain (x 1000) ; **48, 49, 50** : Tricolporoidate angiospermous pollen grain, cf. genus* Quercus *(x 1000) ; **51** : Triporate angiospermous pollen grain, cf. genus* Corylus *(x 1000) ; **52** : Tricolporate angiospermous pollen grain (x 1000) ; **53 a and b** : Tricolporate angiospermous pollen grain, cf. genus* Fagus *(x 1000) ; **54** : Monosulcate pollen grain of Liliaceae (x 1000).*

Source : MNHN, Paris

40

41

42

43

44

45

46

47

48

49

50

54

51

52

53A

53B

Source : MNHN, Paris

Les conditions climatiques

En Méditerranée occidentale, Bessedik (1985) et Suc (1986, 1989) notent la prédominance des éléments floristiques méga/mésothermes et proposent pour le Miocène moyen un climat préméditerranéen (subtropical à tempéré chaud) marqué par la disparition des essences mégathermes, induisant la réduction des pluies estivales. A Sansan, les éléments de flore chaude ne sont pas représentés. La présence, même rare, d'éléments méso/microthermes (*Quercus, Fagus, Corylus, Picea*) suggère, plutôt qu'un climat différent, un étagement altitudinal de taxa tempérés installés sur des contreforts peut-être pyrénéens.

De plus, la présence de très nombreux débris noirs carbonifiés témoignerait d'une certaine sécheresse. Il devait toutefois exister une saison humide à pluies modérées n'entraînant pas d'érosion significative mais suffisamment abondantes pour favoriser la remontée de la nappe phréatique, provoquer temporairement l'extension du domaine marécageux et remobiliser sur les berges les fragments ligneux et débris noirs plus résistants à la dégradation.

Les conditions de fossilisation

La prolifération, sans doute saisonnière, des spores de Zygnemataceae a dû provoquer le phénomène de la « fleur d'eau ». Ceci n'a rien d'exceptionnel comme le montre l'existence de concrétions algaires dans le Miocène d'Aquitaine (Crouzel *et al.* 1972).

D'autre part Van Geel (1976a, 1976b) et Van Geel & Van Der Hammen (1978) indiquent que pour procéder à la sporogenèse, les Zygnémales exigent des eaux douces riches en oxygène, stagnantes et peu profondes.

— La tranche d'eau superficielle très oxygénée, si elle a favorisé le développement des algues, a sans doute contribué à détruire une grande partie du matériel pollinique avant fossilisation. Le degré de corrosion des grains de pollen et la faible quantité de MOA vont dans le sens de cette interprétation.

— La très faible représentation de la végétation environnante qui peut être interprétée par l'insuffisance du drainage fluviatile, voire même son inexistence, serait en faveur de la stagnation des eaux. Ceci peut aussi être confirmé par le manque d'éléments détritiques grossiers dans les sédiments et l'aspect anguleux des débris noirs.

Une autre question reste posée : pourquoi ne retrouve-t-on pas, ou peu, de représentants de la végétation subaquatique dont le pollen aurait pu être piégé directement, sans transport notable, dans le bassin sédimentaire ? Seule la présence de quelques spores de Ptéridophytes évoquerait cette végétation humide de bordure aquatique.

CONCLUSION

Le dépôt de la « couche violette » de Sansan pourrait correspondre à une période durant laquelle le plan d'eau naturel aurait évolué en marécage sous un climat relativement chaud et sec. Ces étendues marécageuses devaient être calmes, peu profondes, entretenant une stratification de la nappe d'eau dont la partie superficielle normalement oxygénée était contrôlée par le phytoplancton. Une tranche un peu plus profonde, anoxique, aurait permis la conservation de débris végétaux plus denses, soustraits plus rapidement aux actions oxydantes de la couche superficielle.

Source : MNHN, Paris

Aussi, les résultats obtenus, en dépit des nombreuses préparations effectuées, demeurent-ils décevants, ne pouvant apporter qu'une image incomplète de la végétation. Tout au plus pourraient-ils suggérer l'existence d'un couvert forestier, éloigné des rives de la région marécageuse, où des Gymnospermes auraient pu trouver refuge.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BESSEDIK, M., 1985. — *Reconstitution des environnements miocènes des régions nord-ouest méditerranéennes à partir de la palynologie*. Thèse Université des Sciences et des Techniques du Languedoc, Montpellier, 162 p.

BUGNICOURT, D., CLARACQ, P., DUPÉRON, J., PRIVÉ-GILL, C. & SAUVAGE, J., 1988. — Sédimentologie, Bois fossiles et Palynologie d'une couche à lignite de Capvern (Plateau de Lannemezan, Hautes-Pyrénées). *Bulletin des Centres de Recherche Exploration-Production Elf-Aquitaine*, **12**, 2 : 739-757.

COURTINAT, B., 1989. — Les organoclastes des formations lithologiques du Malm dans le Jura méridional. Systématique, biostratigraphie et éléments d'interprétation paléoécologiques. *Documents des laboratoires de Géologie de Lyon*, n°**105**, 361 p.

CROUZEL, F., LANG, J., LUCAS, G. & SEGONSAC, G., 1972. — Un environnement carbonaté continental : concrétions algaires du Miocène d'Aquitaine. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (7), XIV : 228-236.

DUBOIS, G., DUBOIS, C. & GLANGEAUD, L., 1941. — Sur le mode de formation et la composition pollinique du lignite d'Hortens (Gironde). *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **92** : 29-33.

HUARD J., 1966. — Étude anatomique des bois de Conifères des couches à lignite néogènes des Landes. *Mémoires de la Société Géologique de France* (nouvelle série), **105** : 1-85.

JAN DU CHÊNE, R., 1974. — Étude palynologique du Néogène et du Pléistocène inférieur de Bresse. *Bulletin du Bureau des Ressources Géologiques et Minières* (2e série), **I** (4) : 209-235.

MÉON-VILAIN, H., 1970. — *Palynologie des formations miocènes supérieures et pliocènes du bassin du Rhône (France)*. Thèse Faculté des Sciences de l'Université de Lyon, 167 p.

SUC, J.P., 1986. — Flores néogènes de Méditerranée occidentale. Climat et Paléogéographie. *Bulletin des Centres de Recherche Exploration-Production Elf-Aquitaine*, **10** : 477-488.

SUC, J.P., 1989. — Distribution latitudinale des associations végétales au Cénozoïque supérieur dans l'aire ouest-méditerranéenne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (8), V : 541-550.

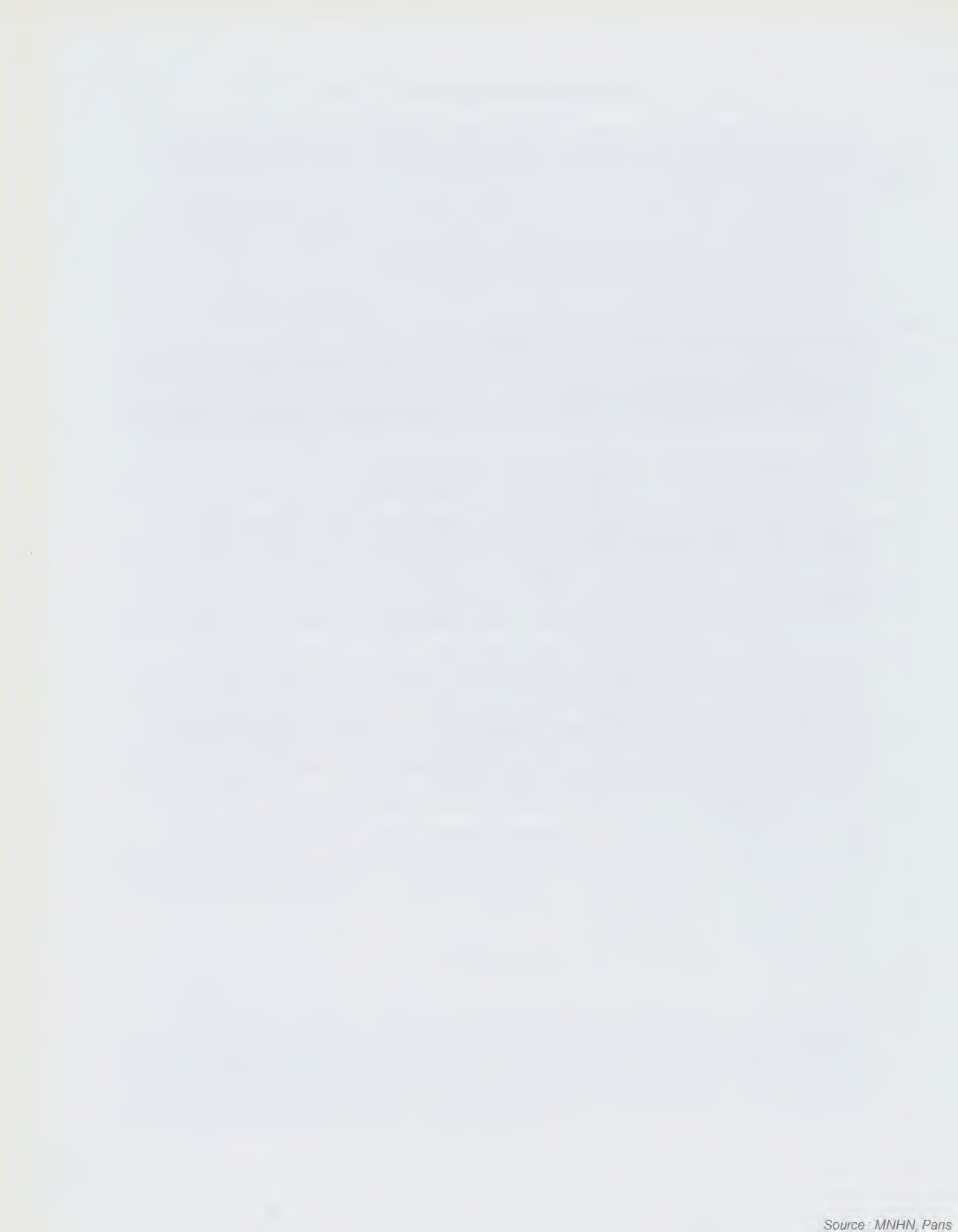
VAN GEEL, B., 1976 a. — Fossil spores of Zygnemataceae in ditches of prehistoric settlement in Hoogkarspel (The Netherlands). *Review of Palaebotany and Palynology*, **22** (4) : 337-344.

VAN GEEL, B., 1976 b. — *A paleoecological study of Holocene peat bog sections, based on the analysis of pollen, spores and macro- and microscopic remains of fungi, algae, cormophytes and animals*. Hugo de Vries laboratorium, Universiteit van Amsterdam : 1-75.

VAN GEEL, B., 1979. — Preliminary report on the history of Zygnemataceae and the use of their spores as ecological markers. *International Palynological Conference IV*, Lucknow 1976-77, **1** : 467-469.

VAN GEEL, B. & VAN DER HAMMEN, Th., 1978. — Zygnemataceae in Quaternary Colombian sediments. *Review of Palaebotany and Palynology*, **25** (5) : 377-398.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

8

La malacofaune de Sansan

Jean-Claude FISCHER

Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de Paléontologie, 8, rue Buffon, F-75005 Paris

RÉSUMÉ

Cette faune, relativement diversifiée et qui constitue l'un des plus remarquables peuplements de mollusques continentaux néogènes d'Europe occidentale, n'avait pas été revue dans son ensemble depuis plus d'un demi-siècle. Elle semble ne se composer en fait que de 26 espèces, qui sont exclusivement des gastropodes pulmonés appartenant aux familles Carychiidae, Lymnaeidae, Planorbidae, Pupillidae, Vertiginidae, Valloniidae, Clausiliidae, Testacellidae, Discidae, Milacidae, Hygromiidae et Helicidae. Elle présente, aussi bien dans les dépôts argileux que dans les dépôts calcareux, un assez fort degré d'endémisme, qui n'avait encore jamais été mis en évidence. Du point de vue paléoécologique, on y relève : d'une part des espèces aquatiques dont les représentants actuels affectionnent pour la plupart les supports végétaux des eaux douces très peu courantes ou franchement marécageuses (à l'exclusion de toute espèce fluviatile) ; d'autre part des espèces non-aquatiques dont les représentants actuels vivent préférentiellement, les uns sur sols humides, les autres en milieux buissonnants ou boisés. L'analyse des peuplements suggère donc l'existence, dans l'environnement sédimentaire de Sansan, de zones exondées basses et à humidité très forte lors des dépôts argileux, plus élevées et moins humides lors des dépôts calcareux, ce qui pourrait traduire une modification dans la physiographie des rives.

ABSTRACT

The Malacofauna of Sansan.

Although not revised for more than a half century, this fauna is one of the oldest and more remarkable assemblages of non-marine Neogene Molluscs in Western Europe. This review shows that only 26 species seem to occur, exclusively of pulmonate gastropods belonging to the families Carychiidae, Lymnaeidae, Planorbidae, Pupillidae, Vertiginidae, Valloniidae, Clausiliidae, Testacellidae, Discidae, Milacidae, Hygromiidae and Helicidae. A relatively high degree of endemism, not pointed out by previous authors, is present as much in the argillaceous deposits as in the calcareous ones. As far as the palaeoecological point of view is concerned, we can differentiate : on the one hand, a group of aquatic species of which the extant representatives are mostly linked to the plant biotope of lotic or marshy fresh waters (excluding all fluvial species) ; and on the other hand, a group of terrestrial species of which the modern representatives are preferentially confined either to wet substrates, or to bushy or woody biotopes. Therefore, the faunal analysis suggests a modification of the physiography of the shores during deposition at Sansan : the non-aquatic areas could have been low and with high humidity at the time of argillaceous deposition, but obviously it was drier and with higher banks at the time of calcareous deposition.

FISCHER, J.-C., 2000. — La malacofaune de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 129-154. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les seuls invertébrés qui aient jamais été signalés dans le célèbre gisement à mammifères miocènes de Sansan (Gers) sont des mollusques à coquille calcifiée ; ceci à l'exception, toutefois, d'une mandibule d'insecte mise fortuitement en évidence par SALARD-CHEBOLDAEFF & OLLIVIER-PIERRE (2000, fig. 5). Ni les arthropodes (hormis cette unique pièce mandibulaire), ni les annélides, notamment, n'y ont livré de traces de leur présence, bien qu'il s'en soit certainement trouvé en plus ou moins grande abondance dans les environnements sédimentaires de l'époque, aussi bien aquatiques que non-aquatiques. Les raisons de cette sélection semblent tenir à des processus taphonomiques ou diagénétiques impropres à la conservation de restes non calcifiés d'organismes, alliés à une absence de paléosubstrats constitués, sur lesquels auraient pu subsister les marques de traces d'activité animale.

La faune malacologique de ce gisement est intéressante à considérer dans la mesure où, associée à un ensemble remarquable de vertébrés, elle constitue aussi l'un des plus anciens peuplements de mollusques continentaux néogènes à assez forte diversification d'Europe occidentale. Le réexamen de cette faune s'imposait donc dans le cadre d'une monographie consacrée à la colline de Sansan, et je tiens à remercier ici notre collègue Léonard GINSBURG de m'en avoir confié la tâche. Mes remerciements vont également à Daniela ESU (Université de Rome) et à Jean-Claude PLAZIAT (Université Paris-Sud, Orsay) pour leurs judicieuses remarques, dont j'ai tenu le plus grand compte. Je suis par ailleurs redevable à Sylvie BARTA-CALMUS (Laboratoire de Paléontologie du Muséum, Paris) et à Danielle DECROUEZ (Muséum d'Histoire naturelle de Genève) pour leur efficace collaboration. Enfin, j'exprime ma reconnaissance à Pascal TASSY pour son amical soutien.

Dès l'annonce de sa découverte par BOISSY (1839, 1844), cette malacofaune a attiré l'attention des spécialistes en raison de son originalité, de sa relative abondance et de sa diversité. DUPUY (1843, 1850) y a signalé ou décrit avec figuration pas moins d'une vingtaine d'espèces (bivalves et gastropodes), mais dont plus de la moitié provient, en réalité, non de Sansan même mais de gisements voisins à caractères plus ou moins fluviatiles. La liste des mollusques donnée par NOULET, DUPUY et BOISSY (*in* LARTET, 1851, p. 43 à 45) est peu instructive car, sans aucune description ni figuration, elle concerne, non distingués les uns des autres, les dépôts « de Sansan et de quelques autres localités dans le bassin sous-pyrénéen ». Venant ensuite, NOULET (1846, 1854, 1868) a considérablement enrichi les connaissances acquises sur la diversité de la faune malacologique de Sansan où il a distingué 28 espèces, dont 12 présentées par lui comme nouvelles, mais insuffisamment caractérisées car non figurées (la plupart ont été ultérieurement validées par SANDBERGER, par BOURGUIGNAT ou par DOLLFUS). RAULIN (1856) et JACQUOT (1870) n'ont fait que reprendre, sous forme de listes, les données faunistiques établies par NOULET. SANDBERGER (1874) a, de son côté, précisé quelques-unes de ces espèces en les figurant. Puis BOURGUIGNAT (1881), en révisant les gastropodes de Sansan et de diverses localités voisines, a ajouté, conformément aux conceptions assez étranges qui ont été les siennes, pas moins de soixante-cinq espèces nouvelles, dont certaines apparaissent bien douteuses et dont beaucoup ne sont apparemment que de simples variants morphologiques. G.-F. DOLLFUS enfin (1916) est venu mettre un peu d'ordre dans la connaissance de cette faune dont il a retenu 40 espèces de bivalves et gastropodes, mais en associant, comme l'ont fait généralement ses prédécesseurs, des récoltes provenant en réalité de gisements voisins (Fleurance, Jegun, Ornezan, Seissan, Lahas, Moncorneil-Grazan,... en plus de Sansan), dont les conditions de milieu ont pu être fort différentes. WENZ (1920, 1923-1930, 1924) n'a, par la suite, apporté sur ces espèces que bien peu d'informations utiles. Enfin, G. TRUC (1971) a contribué à la connaissance de deux espèces de Sansan.

Il convient donc tout d'abord d'établir la liste des espèces à exclure de la faune de Sansan, soit qu'elles n'y aient jamais été formellement signalées, soit qu'elles y aient été citées comme rarissimes et de manière incontrôlable, soit encore que cette provenance indiquée résulte manifestement d'une erreur de localisation ou d'interprétation. Ces espèces sont données ici par ordre alphabétique, avec leur genre initial d'attribution entre parenthèses et avec les références bibliographiques correspondantes :

Source : MNHN, Paris

— *ambidotina (Helix)* Bourguignat, 1881, p. 52, fig. 16-19 ; Dollfus, 1916, p. 346.
— *apneus (Zonites)* Bourguignat, 1881, p. 18, fig. 9-12 ; Dollfus, 1916, p. 345.
— *aquitanica (Melania)* Noulet, 1846, p. 227, pl. I, fig. 1-2 (figures inversées) ; Sandberger, 1874, p. 520 ; Bourguignat, 1881, p. 150 ; Dollfus, 1916, p. 363.
— *armaniacensis (Lymnaea)* Noulet, 1868, p. 237 ; Sandberger, 1874, p. 581, pl. XXVIII, fig. 25 ; Bourguignat, 1881, p. 116, fig. 195 ; Dollfus, 1916, p. 369.
— *campaneum (Cyclostoma)* Bourguignat, 1881, p. 149, fig. 290.
— *dicroceri (Helix)* Bourguignat, 1881, p. 51, fig. 20-23 ; Dollfus, 1916, p. 346.
— *flabellatus (Unio)* Goldfuss, 1836 ; Sandberger, 1874, p. 568, pl. xxx, fig. 1-1 a, 2-2 a ; Dollfus, 1916, p. 380.
— *kleini (Melanopsis)* Kurr, 1856 ; Noulet, 1868, p. 241 ; Sandberger, 1874, p. 574, pl. XXVIII, fig. 15-15b ; Bourguignat, 1881, p. 152, fig. 294-296 ; Dollfus, 1916, p. 364.
— *larteti (Unio)* Noulet, 1846, p. 238, pl. V, fig. 3 ; Bourguignat, 1881, p. 154, fig. 302 ; Dollfus, 1916, p. 79.
— *larteti (Valvata)* Bourguignat, 1881, p. 153, fig. 297-299 ; Dollfus, 1916, p. 367.
— *lartetii (Cyclostoma)* Noulet, 1854, p. 113 et 1868, p. 243 ; Sandberger, 1874, p. 618, pl. XXIX, fig. 35-35b ; Bourguignat, 1881, p. 146, fig. 291-293 ; Dollfus, 1916, p. 366.
— *lacazei (Unio)* Noulet, 1868, p. 251 ; Dollfus, 1916, p. 379.
— *laurillardiana (Helix)* Noulet, 1868, p. 205 ; Bourguignat, 1881, p. 53 ; Dollfus, 1916, p. 353.
— *lucbardezensis (Helix)* Noulet, 1846, p. 236, pl. IV, fig. 1-4 et 1868, p. 204 ; Sandberger, 1881, p. 509, pl. XXII, fig. 3-3b ; Bourguignat, 1881, p. 45, fig. 42-44.
— *ornezanensis (Helix)* Noulet, 1854, p. 76 et 1868, p. 211 ; Bourguignat, 1881, p. 21.
— *ramondi (Helix)* Brongniart ; Bourguignat, 1881, p. 20.
— *seissanica (Helix)* Bourguignat, 1881, p. 36, fig. 28 ; Dollfus, 1916, p. 352.
— *semna (Helix)* Bourguignat, 1881, p. 22, fig. 36-37 ; Dollfus, 1916, p. 349.
— *sthenara (Helix)* Bourguignat, 1881, p. 40, fig. 31 ; Dollfus, 1916, p. 352.
— *strongillostoma (Helix)* Bourguignat, 1881, p. 41, fig. 33 ; Dollfus, 1916, p. 352.
— *subpyrenaicum (Cyclostoma)* Noulet, 1854, p. 112 et 1868, p. 242 ; Bourguignat, 1881, p. 147, fig. 289 ; Dollfus, 1916, p. 366.
— *vasconensis (Unio)* Noulet, 1868, p. 251 ; Dollfus, 1916, p. 379.

La publication de Bourguignat (1881) renferme en outre un certain nombre d'espèces présentées par lui comme nouvelles et provenant vraisemblablement du gisement même de Sansan ; mais, leurs originaux n'ayant pu être repérés et, s'agissant de formes manifestement juvéniles ou de variants imparfaitement caractérisés, les incertitudes qui subsistent sur l'exactitude de leur provenance ou le bien-fondé de leur définition nécessitent de les considérer comme incertaines. En voici la liste, suivant leur ordre de pagination :

— *Helix atopa* : p. 19, fig. 32 (voir Dollfus, 1916, p. 352 ; Wenz, 1923, p. 620).
— *Helix entela* : p. 21, fig. 35 (voir Dollfus, 1916, p. 352 ; Wenz, 1923, p. 620).
— *Helix catagonia* : p. 23, fig. 34 (voir Dollfus, 1916, p. 349 ; Wenz, 1923, p. 578).
— *Helix sterra* : p. 25, fig. 40-41 (voir Dollfus, 1916, p. 349 ; Wenz, 1923, p. 578).
— *Helix polypleura* : p. 26, fig. 38-39 (voir Wenz, 1923, p. 578).
— *Helix euglypholena* : p. 27, fig. 47-48 (voir Dollfus, 1916, p. 349 ; Wenz, 1923, p. 578).
— *Helix campanea* : p. 30, fig. 45-46 (voir Dollfus, 1916, p. 349 ; Wenz, 1923, p. 578).
— *Helix eutrapela* : p. 32, fig. 49 (voir Dollfus, 1916, p. 349 ; Wenz, 1923, p. 578).

Source : MNHN, Paris

— *Helix exaereta* : p. 37, fig. 29 (voir DOLLFUS, 1916, p. 352 ; WENZ, 1923, p. 621).
— *Helix exochila* : p. 39, fig. 30 (voir DOLLFUS, 1916, p. 352 ; WENZ, 1923, p. 621).
— *Helix philosica* : p. 46, fig. 52-53 (voir DOLLFUS, 1916, p. 348 ; WENZ, 1923, p. 529).
— *Helix votiophila* : p. 47, fig. 56 (voir DOLLFUS, 1916, p. 348 ; WENZ, 1923, p. 529).
— *Helix sciamoica* : p. 48, fig. 54-55 (voir DOLLFUS, 1916, p. 348 ; WENZ, 1923, p. 529).
— *Helix barreri* : p. 58, fig. 57-61 (voir WENZ, 1923, p. 465-467) [1].
— *Vertigo ludovici* : p. 75, fig. 96-99 (voir WENZ, 1923, p. 931).
— *Vertigo barreri* : p. 76, fig. 100-103 (voir WENZ, 1923, p. 931).
— *Vertigo chydaea* : p. 77, fig. 104-107 (voir WENZ, 1923, p. 931).
— *Vertigo eucrina* : p. 79, fig. 108-111 (voir WENZ, 1923, p. 931).
— *Vertigo necra* : p. 82, fig. 116-119 (voir WENZ, 1923, p. 931).
— *Vertigo cyclophora* : p. 83, fig. 120-123 (voir WENZ, 1923, p. 931 et 988).
— *Vertigo campanea* : p. 85, fig. 140-143 (voir WENZ, 1953, p. 989).
— *Vertigo sansanica* : p. 87, fig. 128-131 (voir WENZ, 1923, p. 989).
— *Vertigo loemodonta* : p. 88, fig. 132-135 (voir Wenz, 1923, p. 989)
— *Vertigo callostoma* : p. 89, fig. 136-139 (voir WENZ, 1923, p. 989).
— *Vertigo milneedwardsi* : p. 92, fig. 148-151 (voir WENZ, 1923, p. 989).
— *Vertigo bothriocheila* : p. 93, fig. 152-155 (voir WENZ, 1923, p. 989).
— *Vertigo ragia* : p. 95, fig. 156-159 (voir WENZ, 1923, p. 989).
— *Vertigo triodonta* : p. 96, fig. 160-163 (voir WENZ, 1923, p. 989).
— *Vertigo rhynchostoma* : p. 97, fig. 164-167 (voir DOLLFUS, 1916, p. 363 ; WENZ, 1923, p. 989).
— *Vertigo onixiodon* : p. 98, fig. 168-171 (voir WENZ, 1923, p. 989).
— *Vertigo micromixa* : p. 100, fig. 172-175 (voir WENZ, 1923, p. 989).
— *Planorbis leptogyrus* : p. 133, fig. 241-244 (voir WENZ, 1923, p. 1532).
— *Planorbis campaneus* : p. 137 (voir WENZ, 1923, p. 1532).
— *Melania sansaniensis* : p. 151 (NOULET *in* BOURGUIGNAT, 1881).

En ce qui concerne la désignation des couches d'où provient la malacofaune de Sansan, les auteurs précédents (entre autres PRÉVOST en 1846, LARTET en 1851, BOURGUIGNAT en 1881, DOLLFUS en 1916, CROUZEL en 1957,...) ont successivement utilisé différents termes, dont notamment ceux de « couche à débris de coquilles », « couche à petits ossements », « couche violette » ou « marne blanche ou ligniteuse » pour désigner le niveau à dominante argileuse (niveau *Cd* de LARTET, sur le flanc nord de la colline) et ceux de « calcaire marneux compact », « calcaires compacts » ou « molasse noduleuse à gros ossements » pour désigner le niveau à dominante calcareuse (niveau *Cf* de LARTET, sur le flanc sud de la colline). Le niveau *Cd* de LARTET sera désigné ici plus simplement sous le terme de « dépôts argileux », celui de « dépôts calcareux » qualifiant le niveau *Cf* de LARTET qui, selon les observations publiées, l'encadre ou le surmonte.

1. SCHLICKUM (1976, p. 16, pl. 4, fig. 55) a attribué à cette espèce un spécimen du Pléistocène d'Allemagne qui semble en différer assez fortement par son dernier tour nettement plus élevé, par le développement d'une ornementation radiale relativement accentuée, non signalée par BOURGUIGNAT, et par sa base apparemment dépourvue d'ombilic. WENZ (1923, p. 465-467) avait lui-même antérieurement repris, comme sous-espèce de *Caracollina phacodes* (Thomae, 1845), l'espèce *Helix barreri*, fondée par BOURGUIGNAT sur une coquille unique, très petite (1,75 mm de hauteur et 4 mm de largeur), bien probablement juvénile et aux caractères difficilement interprétables.

Source : MNHN, Paris

Le niveau *D* de LARTET (lit de base riche en hélicidés et autres gastropodes terrestres fragmentés), dont je n'ai pu examiner aucun matériel, ne semble pas avoir fourni aux auteurs précédents de spécimens déterminables.

En ce qui concerne l'âge de ces couches, je rappellerai simplement que les données accumulées sur leur flore et sur leur faune de vertébrés ont permis, en datation relative, de les attribuer à la partie médiane du Miocène moyen en les considérant comme sub-contemporaines, ce que l'étude des mollusques permettrait de confirmer s'il en était besoin. En datation absolue, leur âge a pu être établi par magnétostratigraphie aux alentours de -15 millions d'années (SEN & GINSBURG, 2000).

Ces préalables étant posés, il convient maintenant d'établir un état systématique détaillé des espèces malacologiques du site même de Sansan, ce qui permettra ensuite d'apporter quelques précisions d'ordre paléobiogéographique et paléoécologique.

SYSTÉMATIQUE

Un réexamen aussi complet que possible de la malacofaune de la colline de Sansan, exclusivement composée de gastropodes continentaux et pour laquelle j'ai pu consulter un abondant matériel, m'a amené à y distinguer seulement vingt-six espèces.

Parmi les institutions où se trouvent conservés des lots de mollusques de Sansan, il convient de signaler notamment :

— le Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (Haute-Garonne), où subsiste une importante partie de la collection NOULET,

— le Département des Sciences de la Terre, Université Claude-Bernard, Villeurbanne (Rhône), qui a en dépôt les anciennes collections de l'Ecole des Mines de Paris contenant divers lots examinés par G.-F. DOLLFUS (1916),

— le Laboratoire de Biologie des invertébrés marins et de Malacologie, au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), où se trouvent en particulier quelques spécimens de Sansan de la collection BOURGUIGNAT,

— le laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), où se trouvent conservés de nombreux lots de Sansan des collections NOULET, D'ORBIGNY, TOURNOUER, R. DOLLFUS, L. GINSBURG, etc.

— le département de Géologie et de Paléontologie du Muséum d'Histoire naturelle de Genève, qui détient notamment (SERRET, 1986) une vingtaine de lots spécifiques étiquetés du Miocène de Sansan, de la collection BOURGUIGNAT.

Le but de cette étude consistant en une simple mise au point, les espèces sont présentées ici avec une synonymie sommaire, strictement limitée aux références concernant ce gisement, et se trouvent accompagnées, pour les principales d'entre elles, d'une figuration minimale.

Les taxa de rang spécifique introduits par NOULET (1846, 1854, 1868), sans figuration et sans une description permettant de les identifier avec certitude, sont considérés ici comme insuffisamment caractérisés, bien qu'il ne s'agisse pas de *nomina nuda*. Ces taxa ayant été ultérieurement repris et figurés, notamment par SANDBERGER (1870-1875), G.-F. DOLLFUS (1916) et BOURGUIGNAT (1881), c'est sur la base de l'interprétation qu'en ont donné ces auteurs qu'ils se trouvent en fait définis. Ceci impose donc d'indiquer, pour chacun de ces taxa, le nom de son premier réviseur et figurateur à la suite de celui de NOULET. Exemple : *Galba (Galba) dupuyiana* (Noulet, 1854, *sensu* Sandberger, 1874).

L'ordre de classification suivi est celui de ZILCH (1959-1960), modifié par E. FISCHER-PIETTE *et al.* (1968, *in* P.P. GRASSÉ, t.V, fasc.III), et par TRACEY, TODD & ERWIN (1993, *in* J.M. BENTON, 2).

Source : MNHN, Paris

Classe GASTROPODA Cuvier, 1797

Sous-classe PULMONATA Cuvier, 1817

Ordre ARCHAEOPULMONATA Morton, 1955

Famille CARYCHIIDAE Jeffreys, 1830

Sous-famille CARYCHIINAE Jeffreys, 1830

Genre ***CARYCHIUM*** O.F. Müller, 1774

Carychium nouleti Bourguignat, 1857

Fig. 15

Carychium nouleti Bourguignat, 1857 : 56, pl. II, fig. 9-10. — SANDBERGER, 1874 : 543, pl.XXVIII, numérotée par erreur XXIX, fig. 29-29 b. — BOURGUIGNAT, 1881 : 101, fig. 176-179. — DOLLFUS, 1916 : 357, fig. 3. — WENZ, 1923 : 1195. — STRAUCH, 1976 : 162, pl. 15, fig. 24-27 ; pl. 18, fig. 61 et pl. 20, fig. 83.

Synonymes locaux :

Carychium minimum Dupuy, 1850 : 312, *non* Müller sp.
Carychium milneedwardsi Bourguignat, 1881 : 103, fig. 184-187.
Carychium larteti Bourguignat, 1881 : 105, fig. 180-183.
Carychium coloratum Bourguignat, 1881 : 107, fig. 188-190.

Espèce assez variable, à spire plus ou moins cyrtoconoïde et à avant-dernier tour plus ou moins débordant ; surface marquée par des stries collabrales souvent peu perceptibles ; fente ombilicale pouvant se trouver presque totalement obturée par le recouvrement du bord columellaire ; péristome de contour très variable ; denticules aperturaux (pariétal, columellaire et labral) diversement inclinés et développés, le pariétal restant toujours plus accentué que les autres. Les plus grands spécimens ne dépassent pas 1,8 à 2 mm de hauteur pour 1 mm de largeur.

STRAUCH (1976 : 155, 162) a placé cette espèce dans le sous-genre *Saraphia* Risso, 1826, qui est classiquement considéré comme synonyme de *Carychium* O.F. Müller, 1774 (voir ZILCH, 1959 : 64).

ZILCH (1959 : 64) et après lui FRANC (*in* FISCHER-PIETTE *et al.*, 1968 : 524) et HUBENDICK (1978 : tabl. I) ont considéré les Carychiidae Jeffreys, 1830 comme sous-famille des Ellobiidae H. & A. Adams, 1855 ; mais, ainsi que l'ont reconnu TRACEY, TODD & ERWIN (1993 : 157), c'est le taxon Carychiidae qui a l'antériorité au rang familial, par simple application de la règle de priorité.

Carychium nouleti est une espèce assez fréquente à Sansan dans les dépôts argileux, collectée par lavage.

Source : MNHN, Paris

Ordre BASOMMATOPHORA Keferstein, 1864

Superfamille LYMNAEOIDEA Rafinesque, 1815

Famille LYMNAEIDAE Rafinesque, 1815

Genre et sous-genre ***GALBA*** Schrank, 1803

Galba (Galba) dupuyiana (Noulet, 1854, *sensu* Sandberger, 1874) comb. nov.

Fig. 4

Limnea Dupuyiana Noulet, 1854 : p. 108.
Limneus Dupuyianus Noulet. — SANDBERGER, 1874 : 543, pl. XXVIII, numérotée par erreur XXIX, fig. 27, 27 a et b, légendées par erreur sous le nom de *Limneus laurillardianus* Noulet.
Limnea Dupuyi Noulet . — DOLLFUS, 1916 : 370, fig. 6.

Synonyme local :

Lymnaea eumicra Bourguignat, 1881 : 119, fig. 205-207.

Insuffisamment caractérisée par NOULET (1854 : 108 ; 1868 : 237) sous le nom de genre *Limnaea*, cette espèce a été en fait définie par SANDBERGER (1784, *loc. cit.*) qui l'a figurée le premier, à partir d'un spécimen de Sansan. Il s'agit d'une espèce à apex obtus, à spire relativement étroite et à dernier tour modérément développé, qui appartient typiquement au genre *Galba s. str.* ; ses dimensions n'excèdent pas 5 mm de hauteur et 2 à 2,5 mm de largeur.

Assez curieusement, WENZ (1923 : 1242) l'a reprise dans le genre *Radix* Montfort, 1810, dont elle ne possède pourtant absolument pas les caractères de l'ouverture.

Très fréquente à Sansan dans les dépôts argileux.

Genre et sous-genre ***STAGNICOLA*** Leach *in* JEFFREYS, 1830

Stagnicola (Stagnicola) laurillardi (Dollfus, 1916) comb. nov.

Fig. 3 a, b

Limnea Laurillardi Dollfus, 1916 : 372.

Synonyme local :

Limnaea Laurillardiana Noulet, 1854 : 109.

DOLLFUS (*loc. cit.*) a fait remarquer à juste titre que l'espèce *laurillardiana* Noulet (1854 : 109 ; 1868 : 238) ne pouvait être assimilée, ainsi que l'ont fait SANDBERGER (1874 : 581) et BOURGUIGNAT (1881 : 117), à *Limneus turritus* Klein, 1853, du Miocène supérieur du Wurtemberg, dont elle diffère par ses tours moins arrondis et par sa suture nettement moins enfoncée et moins oblique. C'est à la figuration donnée par SANDBERGER (1874, *loc. cit.*, pl. XXVIII, numérotée par erreur XXIX, fig. 26, 26a,b), représentant un spécimen de Sansan de la collection NOULET, qu'a fait référence DOLLFUS pour définir cette espèce insuffisamment caractérisée par NOULET et qu'il a classée dans le genre *Lymnaea*, en la validant sous le nom d'espèce *laurillardi*. Elle se rapporte en fait typiquement au genre *Stagnicola s. str.*, bien que WENZ (1923 : 1278 et 1279) l'ait curieusement classée dans le genre *Radix* Montfort, 1810, en la mettant bien à tort en synonymie avec l'espèce suivante, dont elle se distingue dès le premier abord par son dernier tour beaucoup moins dilaté. Ses dimensions n'excèdent pas 11 mm de hauteur et 5 mm de largeur.

Peu fréquente à Sansan où elle ne se trouve, par lavage, que dans les dépôts argileux.

Source : MNHN, Paris

Genre *LYMNAEA* Lamarck, 1799

Lymnaea dilatata Noulet, 1854, *sensu* Sandberger, 1874

Fig. 1-2

Limnea dilatata Noulet, 1854 : 107. — Sandberger, 1874 : 543, pl. XXVIII, numérotée par erreur XXIX, fig. 24-24a. — Bourguignat, 1881 : 112, fig. 193.

Synonymes locaux :

Limnea stagnalis Dupuy, 1843 : 101, *non* Linné sp.
L. sansaniensis Noulet, 1854 : 105.
L. lartetii Noulet, 1854 : 106.
L. pachygaster Noulet, 1868 : 233, *non* Thomae sp.
L. terpna Bourguignat, 1881 : 110, fig. 191.
L. sphaerogyra Bourguignat, 1881 : 113, fig. 194.
? *L. barreri* Bourguignat, 1881 : 114, fig. 196.
? *L. combsella* Bourguignat, 1881 : 115, fig. 198-199.

Bien qu'elle soit extrêmement variable, cette espèce reste toujours reconnaissable à son apex généralement acuminé, à sa spire proportionnellement très courte et à son dernier tour assez fortement développé. Sa forme la plus habituelle a été bien représentée par Bourguignat (1881 : 193) ; mais elle peut atteindre 45 mm de hauteur pour 20 à 25 mm de largeur. Elle a été reprise par Dollfus (1916 : 368) sous le nom de *Limnea Larteti* Noulet, qui est un taxon insuffisamment caractérisé (voir Noulet, 1854 : 106). C'est par suite d'une interprétation abusivement extensive que Wenz (1923 : 1277) l'a considérée comme une sous-espèce de *L. socialis* Zieten, 1830, du Miocène supérieur du Wurtemberg, en la plaçant bien à tort dans le genre *Radix* Montfort, 1810.

Assez fréquente à Sansan, tant dans les dépôts argileux que dans les dépôts calcareux.

Superfamille PLANORBOIDEA Rafinesque, 1815

Famille PLANORBIDAE Rafinesque, 1815

Sous-famille PLANORBINAE Rafinesque, 1815

Genre et sous-genre *ANISUS* Studer, 1820

Anisus (Anisus) dupuyianus (Noulet, 1854, *sensu* Sandberger, 1874) comb. nov.

Fig. 6 a-c

Planorbis dupuyianus Noulet, 1854 : 101.
Planorbis (Gyrorbis) dupuyanus (sic) Noulet. — Sandberger, 1874 : 542, pl. XXVIII, numérotée par erreur XXIX, fig. 22-22c.
Planorbis dupuyanus Noulet. — Bourguignat, 1881 : 131, fig. 225-228.
Planorbis (Gyrorbis) Dupuyi . — Dollfus, 1916 : 376.

Synonymes locaux :

Planorbis leucostoma Dupuy, 1843 : 100, non Müller sp.
P. rousianus Noulet, 1854 : 103, *sensu* Bourguignat, 1881 : 132, fig. 229-232.

Difficilement identifiable à partir des seules descriptions de Noulet (1854 : 101 ; 1868 : 230, sous l'orthographe « *dupuyianus* »), cette espèce a été réellement définie par Sandberger (1874, *loc. cit.*), avec figuration d'un spécimen de Sansan. Elle a été ensuite bien redécrite et bien refigurée par Bourguignat (1881, *loc. cit.*). En l'orthographiant « *Dupuyi* », Dollfus (1916, *loc. cit.*) l'a classée, à la suite de

Source : MNHN, Paris

SANDBERGER, dans le sous-genre *Gyrorbis*. Il s'agit en réalité d'une forme bien caractérisée du genre *Anisus s. str.* Elle ne dépasse pas 2 mm de hauteur et 10 mm de largeur. C'est à juste titre que WENZ (1923 : 1532) lui a rattaché *P. Rousianus* Noulet, 1854, *sensu* Bourguignat, 1881, espèce que DOLLFUS (1916 : 376, fig. 7) avait reprise sous le nom de *P. (Gyrorbis) Rouxi.*

Espèce rare des dépôts calcareux de Sansan.

Sous-genre ***DISCULIFER*** C. Boettger, 1944

Anisus (Disculifer) omalus (Bourguignat, 1881) comb. nov.

Fig. 7 a-c

Planorbis omalus Bourguignat, 1881 : 134, fig. 237-240.

Synonyme local :
Planorbis gyreligmus Bourguignat, 1881 : 135, fig. 233-236.

Reprise par DOLLFUS (1916 : 378) dans le genre *Planorbis (Tropodiscus)*, cette espèce au profil bien caréné présente en fait typiquement les caractères du sous-genre *Disculifer*. Elle ne semble pas dépasser 2 mm de hauteur et 9 mm de largeur. C'est à tort que WENZ (1923 : 1532) l'a mise en synonymie avec l'espèce précédente, *Anisus (Anisus) dupuyanus*.

Elle paraît rare à Sansan, dans les dépôts aussi bien argileux que calcareux.

Genre ***BATHYOMPHALUS*** Charpentier, 1837

Bathyomphalus ? microstatus (Bourguignat, 1881)

Fig. 11 a-c

Planorbis microstatus Bourguignat, 1881 : 141, fig. 268-272.

Synonymes locaux :
Planorbis contortus Dupuy, 1854 : 99, *non* Linné sp.
Planorbis sphaeriolaenus Bourguignat, 1881 : 142, fig. 249-253.

Cette petite espèce, haute tout au plus de 0,8 mm pour 2,5 mm de largeur, semble avoir été assez correctement interprétée par DOLLFUS (1916 : 375) comme « analogue » fossile de *Bathyomphalus contortus* (Linné), cependant que la description et la figuration originales de BOURGUIGNAT ne rendent pas précisément compte des caractères du genre *Bathyomphalus*. C'est probablement la raison pour laquelle on la trouve citée par WENZ (1923 : 1555) dans la synonymie de *Gyraulus goussardianus* (Noulet, 1854, *sensu* Bourguignat, 1881).

Rare à Sansan dans les dépôts argileux.

Source : MNHN, Paris

Genre et sous-genre ***GYRAULUS*** Charpentier, 1837

Gyraulus (Gyraulus) goussardianus (Noulet, 1854, *sensu* Bourguignat, 1881)

Fig. 9 a-c

Planorbis goussardianus Noulet, 1854 : 102.
Planorbis goussardianus Noulet. — BOURGUIGNAT, 1881 : 138, fig. 254-257.

Synonyme local :
Planorbis emyduum Bourguignat, 1881 : 139, fig. 245-248.

Insuffisamment caractérisée par NOULET (1854 : 102 ; 1868 : 230), c'est à BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*) que l'on doit d'avoir réellement défini cette espèce, en la figurant à partir d'un spécimen de Sansan. Reprise par DOLLFUS (1916 : 377) sous le nom de *Planorbis (Gyrorbis) Goussardi*, elle répond en fait bien exactement aux caractères du genre *Gyraulus s. str.*, ainsi que l'a reconnu WENZ (1923 : 1555).

C'est une très petite espèce, haute de 0,75 mm et large de 4 mm, qui est très fréquente à Sansan dans les dépôts argileux.

Genre ***ARMIGER*** Hartmann, 1840

Armiger lenapalus (Bourguignat, 1881)

Fig. 10 a-c

Planorbis lenapalus Bourguignat, 1881 : 144, fig. 263-267.

Synonyme local :
Planorbis callistus Bourguignat, 1881 : 145, fig. 258-262.

DOLLFUS (1916 : 378) a fort bien interprété cette espèce dans laquelle il a reconnu les caractères du genre *Armiger* (considéré par lui comme sous-genre de *Planorbis*) ; mais, tout en établissant l'identité entre les deux taxa de BOURGUIGNAT, *Planorbis lenapalus* et *P. callistus*, c'est, curieusement, le second qu'il a mis en tête, sans respecter l'ordre de priorité, et WENZ (1923 : 1626) a fait de même. Ses dimensions restent en dessous de 0,5 mm de hauteur et 1,5 à 2 mm de largeur.

Elle est rare à Sansan dans les dépôts argileux comme calcareux.

Sous-famille SEGMENTININAE F.C. Baker, 1945

Genre ***SEGMENTINA*** Fleming, 1817

Segmentina ludovici (Noulet, 1854) *sensu* Dollfus, 1916

Fig. 8 a-c

Planorbis Ludovici Noulet, 1854 : p. 104.
Planorbis (Segmentina) ludovici Noulet. — DOLLFUS, 1916 : 374.

Synonymes locaux :
Planorbis declivis Noulet, 1868 : 232, *non* Braun sp.
Segmentina milneedwardsi Bourguignat, 1881 : 122, fig. 277-280.

DOLLFUS (1916 : 374) a souligné à juste titre l'erreur qu'ont commise successivement NOULET (1868 : 232), SANDBERGER (1874 : 542, *non* pl.XXVIII, fig. 20-20c) et BOURGUIGNAT (1881 : 121, fig. 273-276), en rapportant *Planorbis ludovici* Noulet (1854 : 104), espèce insuffisamment caractérisée de

Source : MNHN, Paris

Sansan, à *P. declivis* Braun, 1851, de l'Oligocène du Wurtemberg. Ce faisant, DOLLFUS a validé l'espèce *ludovici*, dans le genre *Segmentina* (considéré par lui comme sous-genre de *Planorbis*), en s'appuyant sur la figuration du spécimen de Sansan donnée par BOURGUIGNAT (1881 : 122, fig. 273-276) ; cette figuration, cependant, n'est pas exacte en ce qui concerne la largeur de l'ombilic, fortement exagérée par BOURGUIGNAT, et DOLLFUS ayant bien précisé que l'espèce était simplement « un peu ombiliquée » : en fait, le diamètre de son ombilic excède à peine le quart de la largeur totale de la coquille. Un peu variable dans ses proportions, cette espèce mesure tout au plus 2 mm de hauteur pour 9 mm de largeur.

Rare à Sansan dans les dépôts argileux et calcareux.

Segmentina lartetii (Noulet, 1854) *sensu* Sandberger, 1874

Planorbis lartetii Noulet, 1854 : 104.
Planorbis (Segmentina) lartetii Noulet. — SANDBERGER, 1874 : 542, pl. XXVIII, fig. 23-23c.
Segmentina larteti (Noulet). — BOURGUIGNAT, 1881 : 123, fig. 281-284.

Synonyme local :

S. barreri Bourguignat, 1881 : 125, fig. 285-288.

À la suite de la figuration du spécimen de Sansan qu'en a donné SANDBERGER (1874, *loc. cit.*), BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*) puis DOLLFUS (1916 : 375) ont parfaitement révisé cette espèce insuffisamment caractérisée par NOULET (1854 : 104 ; 1868 : 232). Elle atteint 2 mm de hauteur et 7 mm de largeur et se distingue essentiellement de la précédente par sa forme plus élevée et son enroulement beaucoup plus serré. WENZ (1923 : 1663) en a donné une bonne synonymie.

Rare à Sansan dans les dépôts argileux et calcareux.

Sous-famille HELISOMATINAE F.C. Baker, 1928

Genre ***PLANORBARIUS*** Froriep, 1806

Planorbarius sansaniensis (Noulet, 1854, *sensu* Bourguignat, 1881) comb. nov.

Fig. 5 a-c

Planorbis sansaniensis Noulet, 1854 : 101.
Planorbis sansaniensis Noulet. - BOURGUIGNAT, 1881 : 128, fig. 216-218. — DOLLFUS, 1916 : 372, pl. VI, fig. 19-22.

Synonymes locaux :

Planorbis corneus Dupuy, 1843 : 99, *non P. corneus* Linné, 1758.
P. goniobasis Bourguignat, 1881 : 127, fig. 208-210, *non* Sandberger sp.
P. solidus Bourguignat, 1881 : 127, fig. 211-213, *non* Thomae sp
P. telaeus Bourguignat, 1881 : 127, fig. 214-215.
P. anabaenus Bourguignat, 1881 : 129, fig. 219-221.
P. epagodus Bourguignat, 1881 : 130, fig. 222-224.

En la figurant pour la première fois, à partir d'un spécimen de Sansan, c'est à BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*) que revient le mérite d'avoir réellement défini cette espèce, insuffisamment caractérisée par NOULET (1854 : 101 ; 1868 : 229). Elle a été bien reprécisée par DOLLFUS (1916, *loc. cit.*) ; mais ses caractères sont ceux du genre *Planorbarius*, et non du genre *Planorbis* où l'avaient jusqu'alors placée tous les auteurs (voir WENZ, 1953 : 1476). C'est une espèce un peu variable dans ses proportions, pouvant atteindre 9 à 11 mm de hauteur et 30 mm de largeur.

Fréquente à Sansan dans les dépôts argileux comme dans les dépôts calcareux.

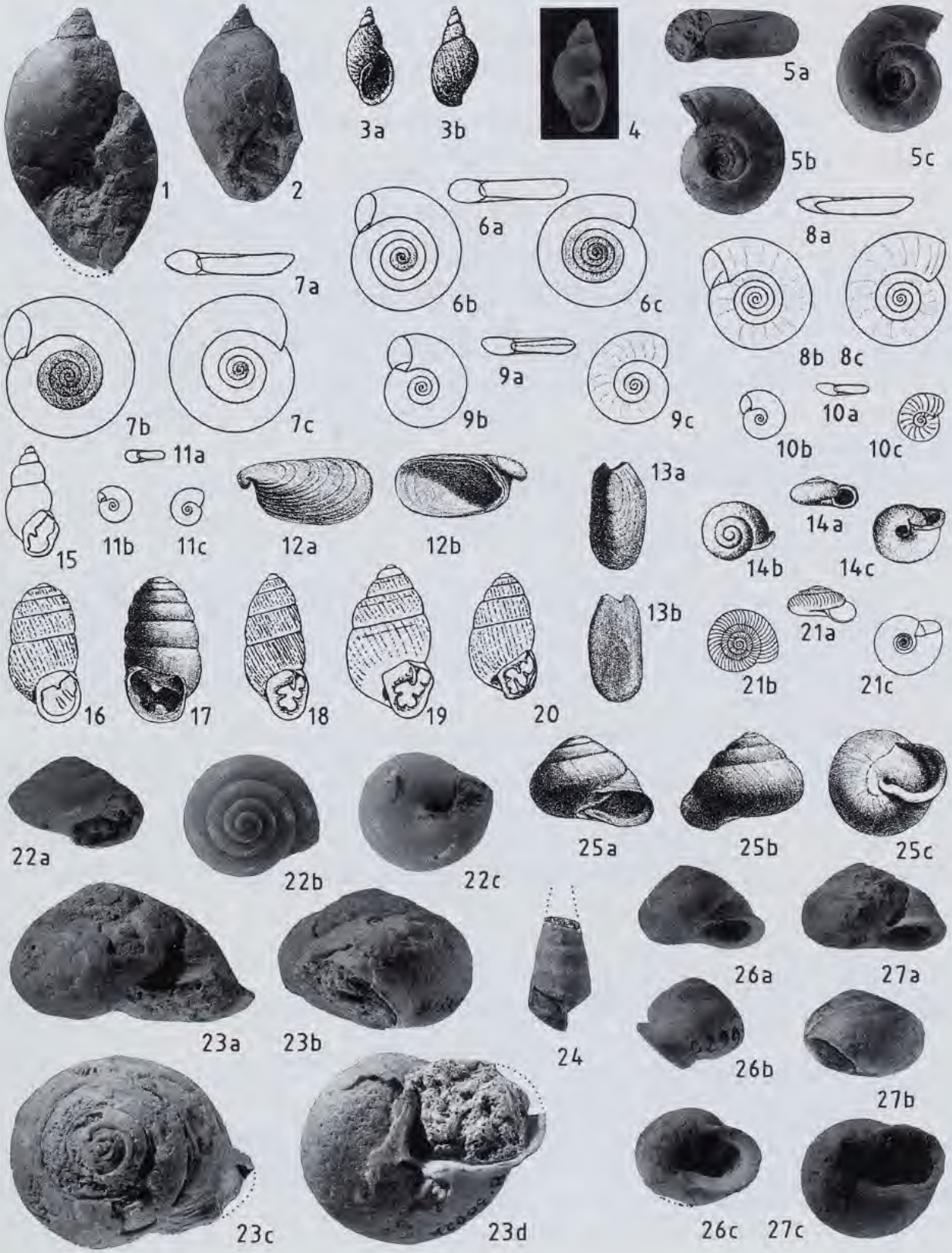
Source : MNHN, Paris

FIG. 1-27. — **1, 2** : *Lymnaea dilatata* Noulet *sensu* Sandberger. Coll. NOULET, n° IPM-B.30046, dépôts calcareux. x 1 ; **3 a,b** : *Stagnicola laurillardi* (Dollfus). Reproduction des figures de *Limneus turritus, in* SANDBERGER (1874, pl. XXVIII, fig. 26 a,b, *non L. turritus* Klein). x 2,3 ; **4** : *Galba dupuyiana* (Noulet *sensu* Sandberger). Coll. R. DOLLFUS, n° IPM-B.30050, dépôts argileux. x 4 ; **5 a-c** : *Planorbarius sansaniensis* (Noulet *sensu* Bourguignat). Coll. NOULET, n° IPM-B.30068, dépôts calcareux. x 1 ; **6 a-c** : *Anisus dupuyanus* (Noulet *sensu* Sandberger). D'après BOURGUIGNAT (1881, fig. 225, 227, 228). x 2,5 ; **7 a-c** : *Anisus (Disculifer) omalus* (Bourguignat). Reproduction des figures originales (BOURGUIGNAT, 1881, fig. 237, 239, 240). x 3,7 ; **8 a-c** : *Segmentina ludovici* (Noulet) *sensu* Dollfus. Reproduction des figures de *S. declivis in* BOURGUIGNAT (1881, fig. 273, 274, 276, *non P. declivis* Braun). x 3,3 ; **9 a-c** : *Gyraulus goussardianus* (Noulet *sensu* Bourguignat). Reproduction des figures originales (BOURGUIGNAT, 1881, fig. 254, 256, 257). x 3 ; **10 a-c** : *Armiger lenapalus* (Bourguignat). Reproduction des figures originales (BOURGUIGNAT, 1881, fig. 264, 265, 267). x 4 ; **11 a-c** : *Bathyomphalus ? microstatus* (Bourguignat). Reproduction des figures originales (BOURGUIGNAT, 1881, fig. 268, 270, 271). x 3 ; **12 a,b** : *Testacella lartetii* Dupuy. Reproduction des figures originales (DUPUY, 1850, pl. XV, fig. 2 b,d). x 4 ; **13 a,b** : *Sansania lartetii* (Dupuy). Reproduction de la figuration originale (DUPUY, 1850, pl. XV, fig. 1 b,c). x 3 ; **14 a-c** : *Vallonia subpulchella* Sandberger. Reproduction des figures originales (SANDBERGER, 1874, pl. XXIX, fig. 3 a-c). x 4,5 ; **15** : *Carychium nouleti* Bourguignat. Reproduction de la figure donnée par BOURGUIGNAT (1881, fig. 179). x 9 ; **16** : *Pupilla (Gibbulinopsis) iratiana* (Dupuy). D'après BOURGUIGNAT (1881, fig. 83). x 10 ; **17** : *Pupilla (Gibbulinopsis) blainvilleana* (Dupuy). Reproduction de la figure originale (DUPUY, 1850, pl. XV, fig. 8 b). x 10 ; **18** : *Gastrocopta (Sinalbinula) nouletiana* (Dupuy). D'après BOURGUIGNAT (1881, fig. 93). x 10 ; **19** : *Gastrocopta (Sinalbinula) lartetii* (Dupuy). D'après BOURGUIGNAT (1881, fig. 89). x 8,5 ; **20** : *Vertigo diversidens* Sandberger. D'après BOURGUIGNAT (1881, fig. 125). x 10,5 ; **21 a-c** : *Discus pleuradra* (Bourguignat). Reproduction réduite des figures originales (BOURGUIGNAT, 1881, fig. 67, 70 et 71). x 3 ; **22 a-c** : *Leucochroopsis asthena* (Bourguignat). Récoltes GINSBURG, n° IPM-B.74008, dépôts argileux. x 4 ; **23 a-d** : *Tacheocampylaea (Mesodontopsis) ludovici* (Noulet *sensu* Bourguignat), coll. R. DOLLFUS, n° IPM-B.30024, dépôts calcareux. x 1 ; **24** : *Triptychia (Milneedwardsia) lartetii* (Dupuy). N° IPM-B.30026, dépôts calcareux. x 1 ; **25, 26** : *Cepaea larteti* (Boissy). **25** a-c, reproduction des figures d'*Helix sansaniensis in* Dupuy (1850, pl. XV, fig. 3 a-c) ; **26** a-c, coll. NOULET, n° IPM-B.29992, dépôts calcareux. x 1 ; **27 a-c** : *Cepaea leymerieana* (Noulet *sensu* Bourguignat). Coll. TOURNOUER, n° IPM-B.74001, dépôts calcareux. x 1.
Toutes ces figures représentent des spécimens du Miocène moyen de Sansan (Gers). Les spécimens photographiés (photos L. MERLETTE) appartiennent aux collections du Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).

FIGS 1-27. — **1, 2** : Lymnaea dilatata *Noulet* sensu *Sandberger. Coll. NOULET, n° IPM-B.30046, calcareous deposits. x 1* ; **3 a,b** : Stagnicola laurillardi *(Dollfus). Reproduction of the figures of* Limneus turritus in *SANDBERGER (1874, pl. XXVIII, fig. 26 a,b,* non L. turritus *Klein). x 2,3* ; **4** : Galba dupuyiana *(Noulet* sensu *Sandberger). Coll. R. DOLLFUS, n° IPM-B.30050, argillaceous deposits. x 4* ; **5 a-c** : Planorbarius sansaniensis *(Noulet* sensu *Bourguignat). Coll. NOULET, n° IPM-B.30068, calcareous deposits. x 1* ; **6 a-c** : Anisus dupuyanus *(Noulet* sensu *Sandberger). From BOURGUIGNAT (1881, figs. 225, 227, 228). x 2,5* ; **7 a-c** : Anisus (Disculifer) omalus *(Bourguignat). Reproduction of the original figures (BOURGUIGNAT, 1881, figs. 237, 239, 240). x 3,7* ; **8 a-c** : Segmentina ludovici *(Noulet)* sensu *Dollfus. Reproduction of the figures of* S. declivis in *BOURGUIGNAT (1881, figs. 273, 274, 276,* non P. declivis *Braun). x 3,3* ; **9 a-c** : Gyraulus goussardianus *(Noulet sensu Bourguignat). Reproduction of the original figures (BOURGUIGNAT, 1881, figs. 254, 256, 257). x 3* ; **10 a-c** : Armiger lenapalus *(Bourguignat). Reproduction of the original figures (BOURGUIGNAT, 1881, figs. 264, 265, 267). x 4* ; **11 a-c** : Bathyomphalus ? microstatus *(Bourguignat). Reproduction of the original figures (BOURGUIGNAT, 1881, figs. 268, 270, 271). x 3* ; **12 a,b** : Testacella lartetii *Dupuy. Reproduction of the original figures (DUPUY, 1850, pl. XV, fig. 2 b,d). x 4* ; **13 a,b** : Sansania lartetii *(Dupuy). Reproduction of the original figuration (DUPUY, 1850, pl. XV, fig. 1 b,c). x 3* ; **14 a-c** : Vallonia subpulchella *Sandberger. Reproduction of the original figures (SANDBERGER, 1874, pl. XXIX, fig. 3 a-c). x 4,5* ; **15** : Carychium nouleti *Bourguignat. Reproduction of the figure* in *BOURGUIGNAT (1881, fig. 179). x 9* ; **16** : Pupilla (Gibbulinopsis) iratiana *(Dupuy). From BOURGUIGNAT (1881, fig. 83). x 10* ; **17** : Pupilla (Gibbulinopsis) blainvilleana *(Dupuy). Reproduction of the original figure (DUPUY, 1850, pl. XV, fig. 8 b). x 10* ; **18** : Gastrocopta (Sinalbinula) nouletiana *(Dupuy). From BOURGUIGNAT (1881, fig. 93). x 10* ; **19** : Gastrocopta (Sinalbinula) lartetii *(Dupuy). From BOURGUIGNAT (1881, fig. 89). x 8,5* ; **20** : Vertigo diversidens *Sandberger. From BOURGUIGNAT (1881, fig. 125). x 10,5* ; **21 a-c** : Discus pleuradra *(Bourguignat). Small-scale reproduction of the original figures (BOURGUIGNAT, 1881, fig. 67, 70 et 71). x 3* ; **22 a-c** : Leucochroopsis asthena *(Bourguignat), collected by GINSBURG, n° IPM-B.74008, argillaceous deposits. x 4* ; **23 a-d** : Tacheocampylaea (Mesodontopsis) ludovici *(Noulet* sensu *Bourguignat), coll. R. DOLLFUS, n° IPM-B.30024, calcareous deposits. x 1* ; **24** : Triptychia (Milneedwardsia) lartetii *(Dupuy). N° IPM-B.30026, calcareous deposits. x 1* ; **25, 26** : Cepaea larteti *(Boissy). 25 a-c, reproduction of the figures of* Helix sansaniensis in *Dupuy (1850, pl. XV, fig. 3 a-c)* ; **26** *a-c, coll. NOULET, n° IPM-B.29992, calcareous deposits. x 1* ; **27 a-c** : Cepaea leymerieana *(Noulet sensu Bourguignat). Coll. TOURNOUER, n° IPM-B.74001, calcareous deposits. x 1.*

All these figures reproduce specimens from the Middle Miocene of Sansan (Gers). The photographied specimens (by L. MERLETTE) belong to the Laboratoire de Paléontologie of the Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Ordre STYLOMMATOPHORA Schmidt, 1855

Superfamille PUPILLOIDEA Turton, 1831

Famille PUPILLIDAE Turton, 1831

Sous-famille PUPILLINAE Turton, 1831

Genre ***PUPILLA*** Leach *in* Fleming, 1828

Sous-genre ***GIBBULINOPSIS*** Germain, 1919

Pupilla (Gibbulinopsis) iratiana (Dupuy, 1850)

Fig. 16

Pupa Iratiana Dupuy, 1850 : 310, pl. XV, fig. 7 a-b.
Pupa (Pupilla) iratiana Dupuy. — SANDBERGER, 1874 : 547, pl. XXIX, fig. 20-20 b.
Pupilla iratiana Dupuy. — BOURGUIGNAT, 1881 : 65, fig. 82-85.

Synonyme local :

Pupa triplicata Noulet, 1868 : 225, *non* Studer sp.

SANDBERGER (1874, *loc. cit.*), BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*), DOLLFUS (1916 : 358) et WENZ (1923 : 958) ont bien interprété cette espèce dont seul le denticule pariétal est constant et bien saillant, les labiaux et le columellaire étant absents ou très atténués et alors enfoncés dans l'ouverture. Elle appartient typiquement au genre *Pupilla*, sous-genre *Gibbulinopsis*, et mesure, à l'état adulte, 2 à 2,5 mm de hauteur pour 1,25 mm de largeur.

Elle se trouve à Sansan dans les dépôts argileux où elle est très rare.

Pupilla (Gibbulinopsis) blainvilleana (Dupuy, 1850)

Fig. 17

Pupa Blainvilleana Dupuy, 1850 : 311, pl. XV, fig. 8 a-b.
Pupa (Pupilla) blainvilleana Dupuy. — SANDBERGER, 1874 : 546, pl. XXIX, fig. 19-19 b.
Vertigo blainvilleana Dupuy. — BOURGUIGNAT, 1881 : 70, fig. 86-87.

Cette espèce est extrêmement voisine de la précédente, tant par sa taille et par son galbe que par sa denticulation aperturale, à cette différence près qu'elle est sénestre.

SANDBERGER (1874, *loc. cit.*) l'a parfaitement interprétée en la classant parmi les *Pupilla*, tandis que BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*) et DOLLFUS (1916 : 359) l'ont classée à tort pami les *Vertigo*. WENZ (1923 : 957) l'a par contre placée à juste titre dans le sous-genre *Primipupilla* Pilsbry, 1921, qui est un synonyme de *Gibbulinopsis* (voir ZILCH, 1959 : 166).

Espèce rare à Sansan, dans les dépôts argileux.

Source : MNHN, Paris

Sous-famille GASTROCOPTINAE Pilsbry, 1918

Genre ***GASTROCOPTA*** Wollaston, 1878

Sous-genre ***SINALBINULA*** Pilsbry, 1916

Gastrocopta (Sinalbinula) nouletiana (Dupuy, 1850)

Fig. 18

Pupa Nouletiana Dupuy, 1850 : 309, pl. XV, fig. 6 a-b.
Pupa (Leucochila) nouletiana Dupuy. — SANDBERGER, 1874 : 549, pl. XXIX, fig. 22-22 b.
Vertigo nouletiana (Dupuy). — BOURGUIGNAT, 1881 : 73, fig. 92-95.

La figuration originale de DUPUY est inexacte en ce qui concerne le nombre et la disposition des denticules aperturaux. Bien redéfinie par SANDBERGER (1874, *loc. cit.*), par BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*) et par DOLLFUS (1916 : 360), successivement dans les genres *Pupa, Vertigo* et *Leucochilus*, cette espèce de 2 à 2,5 mm de hauteur pour 1,1 mm de largeur se rapporte en fait au genre *Gastrocopta*, sous-genre *Sinalbinula*. WENZ (1923 : 930) a donné de cette espèce une synonymie très complète.

Espèce commune à Sansan dans les dépôts argileux.

Gastrocopta (Sinalbinula) lartetii (Dupuy, 1850) comb. nov.

Fig. 19

Pupa Lartetii Dupuy, 1850 : 307, pl. XV, fig. 5 a-b.
Pupa (Leucochila) lartetii Dupuy. — SANDBERGER, 1874 : 548, pl. XXIX, fig. 21-21 b.
Vertigo larteti Dupuy. — BOURGUIGNAT, 1881 : 71, fig. 88-91.
Vertigo (Leucochilus) Larteti Dupuy. — DOLLFUS, 1916 : 361, fig. 4.

Synonymes locaux :

Vertigo tapeina Bourguignat, 1881 : 80, fig. 112-115.
? *Vertigo codiolena* Bourguignat, 1881 : 91, fig. 144-147.

Cogénérique et très voisine de la précédente par ses caractères aperturaux, cette espèce s'en distingue toujours par sa spire nettement plus élargie : elle mesure, adulte, 2,5 à 3 mm de hauteur pour 1,7 à 2 mm de largeur. Elle a été assez correctement représentée par SANDBERGER (1874, *loc. cit.*), BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*) et DOLLFUS (1916, *loc. cit.*). WENZ (1923 : 919), en la plaçant à tort dans le sous-genre *Albinula* Sterki, 1892, en a donné une synonymie très complète.

Relativement rare à Sansan dans les dépôts argileux.

Famille VERTIGINIDAE Fitzinger, 1833

Genre et sous-genre ***VERTIGO*** O.F. Müller, 1774

Vertigo (Vertigo) diversidens Sandberger, 1874

Fig. 20

Pupa (Vertigo) diversidens Sandberger, 1874 : 549, pl. XXIX, fig. 23-23 b.
Vertigo diversidens Sandberger. — BOURGUIGNAT, 1881 : 84, fig. 124-127.
Vertigo (Leucochilus) diversidens Sandberger. — DOLLFUS, 1916 : 362, fig. 5.

En décrivant cette espèce, SANDBERGER l'a correctement classée dans le genre *Vertigo* (considéré par lui comme sous-genre de *Pupa*), dont elle possède très exactement le galbe et la denticulation

Source : MNHN, Paris

aperturale. BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*) a fait de même, tandis que DOLLFUS (1916, *loc. cit.*), tout en donnant d'elle une bonne redescription, l'a considérée à tort comme un *Leucochilus*. WENZ (1923 : 988), par contre, en faisant d'elle une sous-espèce de *V. callosa* (Reuss, 1849), n'a pas reconnu ses particularités. Elle atteint 2 mm de hauteur et 1 mm de largeur.

Elle est rare à Sansan et ne se trouve que dans les dépôts argileux.

Famille VALLONIIDAE Morse, 1864

Genre *VALLONIA* Risso, 1826

Vallonia subpulchella Sandberger, 1874

Fig. 14 a-c

Helix (Vallonia) subpulchella Sandberger, 1874 : 544, pl. XXIX, fig. 3-3 c.

Synonyme local :
Helix pulchella Dupuy, 1850 : 305, *non* Müller sp.

SANDBERGER (1874, *loc. cit.*) a parfaitement bien décrit cette espèce qui a été ensuite reprise par BOURGUIGNAT (1881 : 57), DOLLFUS (1916 : 355) et WENZ (1923 : 913), celui-ci en ayant donné une synonymie très complète. Elle appartient de manière très typique au genre *Vallonia*. Ses plus grands spécimens connus mesurent 1,5 mm de hauteur et 2,5 mm de largeur

Assez fréquente à Sansan dans les dépôts argileux.

Superfamille CLAUSILIOIDEA Mörch, 1864

Famille CLAUSILIIDAE Mörch, 1864

Sous-famille TRIPTYCHIINAE Wenz, 1916

Genre *TRIPTYCHIA* Sandberger, 1874

Sous-genre *MILNEEDWARDSIA* Bourguignat, 1877

Triptychia (Milneedwardsia) lartetii (Dupuy, 1850)

Fig. 24

Clausilia ? Lartetii Dupuy, 1850 : 306, pl. XV, fig. 4 a-c.
Milne-Edwardsia larteti Dupuy. — BOURGUIGNAT, 1881 : 62, fig. 78-79.
Clausilia (Triptychia) Larteti Dupuy. — DOLLFUS, 1916 : 355, pl. VI, fig. 16-17.

Synonymes locaux :
Clausilia maxima Noulet, 1868 : 221, *non* Grateloup sp.
Milne-Edwardsia barreri Bourguignat, 1881 : 64, fig. 80-81.

BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*), DOLLFUS (1916, *loc. cit.*) et WENZ (1923 : 812) ont parfaitement bien interprété les caractères de cette espèce dont les plus grands spécimens connus atteignent 55 mm de hauteur reconstituée (troncature sommitale) pour 11 à 14 mm de largeur.

Le taxon *Milne-Edwardsia* a été retenu par ZILCH (1959 : 400) comme sous-genre de *Triptychia*.

Source : MNHN, Paris

Conformément à l'opinion de WENZ (1923 : 801) et de ZILCH (1959 : 400), reprise par TRACEY, TODD & ERWIN (1993 : 159), les caractères distinctifs des Triptychiinae ne semblent pas de nature à justifier, comme l'a proposé NORDSIECK (1976 : 74 et suiv.), son élévation au rang de famille distincte des Clausiliidae.

Rare et toujours très fragmentée dans les dépôts argileux, assez peu fréquente dans les dépôts calcareux.

Superfamille OLEACINOIDEA H. & A. Adams, 1855

Famille TESTACELLIDAE Gray *in* Turton, 1840

Genre et sous-genre ***TESTACELLA*** Draparnaud, 1801

Testacella (Testacella) lartetii Dupuy, 1850

Fig. 12 a-b

Testacella Lartetii Dupuy, 1850 : 302, pl. XV, fig. 2a-d.
Testacella Lartetii Dupuy. — GASSIES & FISCHER, 1856 : 232, pl. 2, fig. 2 a-d. — SANDBERGER, 1874 : 550, pl. XXIX, fig. 30-30 b. — BOURGUIGNAT, 1881 : 14, fig. 4-6. — DOLLFUS, 1916 : 344. — WENZ, 1923 : 210.

Synonyme local :

Testacella nouleti Bourguignat, 1881 : 15, fig. 7-8.

Cette espèce bien connue, qui atteint 2 mm de hauteur, 4 mm de largeur et 7 mm de longueur, est extrêmement rare à Sansan dans les dépôts argileux.

Superfamille PUNCTOIDEA Morse, 1864

Famille DISCIDAE Thiele, 1931

Genre et sous-genre ***DISCUS*** Fitzinger, 1833

Discus (Discus) pleuradra (Bourguignat, 1881)

Fig. 21 a-c

Helix pleuradra Bourguignat, 1881 : 53, fig. 67-72.

Synonymes locaux :

Helix costata Dupuy, 1850 : 305, *non* Müller sp.
H. rotundata Noulet, 1854 : 88, *non* Müller sp.
H. dasypleura Bourguignat, 1881 : 55, fig. 73-77.

Cette espèce, plusieurs fois confondue avec *Patula (Janulus) supracostata* Sandberger, 1874, a été correctement classée par DOLLFUS (1916 : 354) dans le genre *Patula* Held, 1837, et par WENZ (1923 : 341) dans le genre *Gonyodiscus* Fitzinger, 1833, qui sont l'un et l'autre synonymes de *Discus* (voir ZILCH, 1938 : 227). Elle ne dépasse pas 3 mm de hauteur et 7 mm de largeur.

Assez commune à Sansan dans les dépôts argileux.

Source : MNHN, Paris

Famille MILACIDAE Ellis, 1926

Genre ***SANSANIA*** Bourguignat, 1877

Sansania lartetii (Dupuy, 1850)

Fig. 13 a,b

Limax Lartetii Dupuy, 1850 : 301, pl. XV, fig. 1 a-c.
Sansania larteti Dupuy. — BOURGUIGNAT, 1881 : 13, fig. 1-3.

Le genre *Sansania*, créé par BOURGUIGNAT en 1877 pour cette espèce, a été mis par WENZ (1923 : 316) et ZILCH (1959 : 265) en synonymie avec le genre *Milax* Gray, 1855 ; mais le genre *Milax* ne présente pas l'échancrure antérieure, assez prononcée et parfaitement constante (nullement accidentelle), qui caractérise si bien l'espèce de Sansan, de sorte que la mise en synonymie proposée par WENZ et reprise par ZILCH ne semble pas justifiée.

S. lartetii, dont les plus grands spécimens connus mesurent 1,5 mm de hauteur, 4 mm de largeur et 6 mm de longueur, a été assez bien redéfinie par BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*) et brièvement reprise par DOLLFUS (1916 : 345). WENZ (1923 : 316) en a donné une bonne synonymie.

Très fréquente à Sansan dans les dépôts argileux, par lavage.

Superfamille HELICOIDEA Rafinesque, 1815

Famille HYGROMIIDAE Tryon, 1866

Sous-famille HYGROMIINAE Tryon, 1866

Genre ***LEUCOCHROOPSIS*** O. Boettger, 1908

Leucochroopsis asthena (Bourguignat, 1881)

Fig. 22 a-c

Helix asthena Bourguignat, 1881 : 59, fig. 62-66.

Synonyme local :
? *Helix Laurillardiana* Noulet, 1854 : 72 (*pars*).

Il existe à Sansan une espèce à périphérie anguleuse, qui a été parfaitement bien décrite et figurée par BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*) sous le nom d'*Helix asthena* nov. sp. DOLLFUS (1916 : 353, *non* pl. V, fig. 17-18) l'a confondue à tort avec *Helix Laurillardiana* Noulet, 1854, espèce à dernier tour arrondi et que NOULET (1868 : 205) a citée probablement par erreur à Sansan.

Cette espèce, qui peut atteindre 10 mm de hauteur et 13 mm de largeur, est une *Leucochroopsis* bien caractérisée, assez voisine de *L. emmerichi* (Boettger, 1809), du Miocène inférieur de la vallée du Rhin, bien que son dernier tour soit plus nettement anguleux. WENZ (1923 : 430) l'a confondue avec *Leucochroopsis kleinii* (Klein, 1846), du Miocène supérieur du Wurtemberg.

Rare à Sansan dans les dépôts argileux aussi bien que calcareux.

Source : MNHN, Paris

Famille HELICIDAE Rafinesque, 1815

Sous-famille HELICINAE Rafinesque, 1815

Genre ***TACHEOCAMPYLAEA*** L. Pfeiffer, 1877

Sous-genre ***MESODONTOPSIS*** Pilsbry, 1895

Tacheocampylaea (Mesodontopsis) ludovici (Noulet, 1854, *sensu* Bourguignat, 1881)

Fig. 23 a-d

Helix ludovici Noulet, 1854 : 75.
Zonites ludovici (Noulet). — Bourguignat, 1881 : 16, fig. 13-15.
Helix (Mesodon) Ludovici Noulet. — Dollfus, 1916 : 346, pl. V, fig. 1-3 et pl. VI, fig. 1-3.

Synonyme local :
Helix algira Dupuy, 1843 : 99, *non H. algira* Linné, 1758.

Difficilement identifiable sur la base des seuls textes de Noulet (1854 : 75 ; 1868 : 210), qui l'avait décrite dans le genre *Helix*, ce taxon spécifique a été précisé par Bourguignat (1881, *loc. cit*), avec la figuration d'un spécimen de Sansan. Placée à tort dans le genre *Zonites* par Bourguignat, puis dans le genre *Helix (Mesodon)* par Dollfus (1916, *loc. cit.*), cette grande espèce, à ouverture fortement versante et dont la région ombilicale est totalement recouverte par la callosité columellaire, trouve en réalité place, ainsi que l'a reconnu Wenz (1923 : 703), dans les genre et sous-genre *Tacheocampylaea (Mesodontopsis)*, dont elle présente assez typiquement les caractères. Elle atteint 26 mm de hauteur et 40 mm de diamètre.

C'est par référence à Zilch (1960 : 718) que le genre *Mesodontopsis* est considéré ici comme sous-genre de *Tacheocampylaea*, dans la sous-famille Helicinae, cependant que Schlickum & Strauch (1979 : 60) et après eux Nordsieck (1986 : 112) l'ont admis comme genre distinct, ce dernier en le rapprochant du genre *Galactochilus* Sandberger, 1874, et en modifiant sa position systématique (famille Xanthonychidae, sous-famille Eloninae).

À Sansan dans les dépôts calcareux, où elle semble assez rare.

Genre et sous-genre ***CEPAEA*** Held, 1837

Cepaea (Cepaea) larteti (Boissy, 1844)

Fig. 25 a-c, 26 a-c

Helix Larteti Boissy, 1844 : 13, pl. LXXXVII, fig. 7-9.

Synonyme local :
Helix Sansaniensis Dupuy, 1850 : 304, pl. XV, fig. 3a-c.

Cette espèce a été plus ou moins bien redéfinie par Sandberger (1874 : 529 et 545, pl. XXIX, fig. 12-12a, *non* pl. XXVI, fig. 17), Bourguignat (1881 : 33, fig. 24) et Dollfus (1916 : 351, pl. VI, fig. 4-9). Wenz (1923 : 619) en a donné une synonymie qui semble très abusivement élargie, et Truc (1971 : 289, pl. 15, fig. 9a-d) l'a reprise sous le nom de *Megalotachea turonensis* var. *larteti*. Elle mesure habituellement 17 mm de hauteur et 21 à 22 mm de largeur, mais peut atteindre 23 × 30 mm. Elle semble appartenir assez typiquement au genre *Cepaea*.

Source : MNHN, Paris

C'est sur la base de différences bien faibles et reconnues assez peu constantes, concernant la sculpture et/ou divers aspects morphologiques de la coquille, que TRUC (1971 : 282) et NORDSIECK (1986 : 114) ont admis le genre *Megalotachea* Pfeffer, 1929 (qui a pour type *Helix asperula* Deshayes, 1831), comme distinct du genre *Cepaea*. Ces différences n'apparaissant pas réellement décelables sur le matériel de Sansan, il semble donc préférable de ne pas retenir ici le genre *Megalotachea*, que ZILCH (1960 : 716) avait d'ailleurs considéré comme synonyme de *Cepaea*.

Fréquente à Sansan dans les dépôts calcareux.

Cepaea (Cepaea) leymerieana (Noulet, 1854, *sensu* Bourguignat, 1881)

Fig. 27 a-c

Helix Leymerieana Noulet, 1854 : 73.
Helix leymeriana (*sic*)Noulet. — BOURGUIGNAT, 1881 : 29, fig. 50-51.
Helix (Macularia) turonensis Deshayes var. *Leymeriei* Noulet. — DOLLFUS, 1916 : 348, pl. V, fig. 4-7 et pl. VI, fig. 10-15.

Synonyme local :

? *Helix Lassusiana* Noulet, 1854 : 90.

C'est non par SANDBERGER (1874 : 545, *non* pl. XXIX, fig. 11), mais par BOURGUIGNAT (1881, *loc. cit.*) que cette espèce s'est trouvée à la fois correctement définie et bien figurée pour la première fois, les simples descriptions de NOULET (1854 : 73 ; 1868 : 216) ne permettant pas d'en connaître l'exacte morphologie. Très voisine de l'espèce précédente, elle s'en distingue cependant par sa spire nettement plus surbaissée, par son péristome moins réfléchi et par son bord columellaire légèrement gibbeux. Elle mesure habituellement 18 mm de hauteur et 25 à 26 mm de largeur, ses plus grands représentants connus atteignant 19 × 28 mm. SANDBERGER (1881, *loc. cit.*) et DOLLFUS (1916, *loc. cit.*) l'ont tous deux considérée comme une *Helix (Macularia)*, cependant que son galbe et les caractères de son ouverture sont assez typiquement, comme pour l'espèce précédente, ceux du genre *Cepaea*. WENZ (1923 : 577) l'a interprétée comme une sous-espèce d'*« Hemicycla » asperula* (Deshayes, 1831) et TRUC (1971 : 284, 288) l'a mise, sans argumentation réellement convaincante et malgré ses proportions assez nettement différentes, en synonymie avec *Megalotachea turonensis* (Deshayes, 1831).

Peu fréquente à Sansan dans les dépôts calcareux.

DONNÉES D'ORDRE PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUE

DOLLFUS (1916 : 384-402) a tenté une « comparaison de la faune malacologique de Sansan avec celle des autres gisements du Néogène » ; mais les conclusions auxquelles il a abouti sont à revoir du simple fait qu'il a associé à la faune de Sansan des espèces provenant d'autres gisements du sud-ouest de la France, et aussi en raison des affinements d'ordre systématique qui ont été apportés depuis.

Parmi les vingt-six espèces de Sansan recensées ici, onze paraissent avoir été spéciales à ce gisement et n'ont, à ma connaissance, pas même été jusqu'ici signalées dans d'autres localités du Gers, non plus que hors du Bassin sous-pyrénéen.

Les quinze espèces non spéciales à Sansan ont une répartition stratigraphique et géographique qui, d'après les données jusqu'ici publiées (et sauf omission), s'établit comme suit [1] :

1. Il convient ici de rappeler que, jusque dans les années 1970, les auteurs de langue allemande rangeaient dans le Pliocène les couches considérées par eux comme pontiennes, tandis que les auteurs français ont toujours placé ces mêmes couches dans le Miocène supérieur, point de vue qui se trouve aujourd'hui universellement reconnu. De même, les couches que les auteurs allemands rangeaient jusqu'alors dans le Miocène supérieur, correspondent en fait à la partie moyenne et supérieure du Miocène moyen (communication orale de L. GINSBURG).

Source : MNHN, Paris

Carychium nouleti est connu avec certitude dans le Miocène moyen et supérieur de différentes localités d'Europe (voir WENZ, 1923 : 1195-1197 et 1201 ; GALL *in* FAHLBUSCH & GALL, 1970 : 191, sous l'orthographe « *nouteti* » ; STRAUCH, 1976 : 162, pl. 15, fig. 13-20).

Galba dupuyiana a été signalée, sans figuration, dans le Miocène moyen des environs de Francfort (voir WENZ, 1923 : 1242 et 1243).

Lymnaea dilatata existe au Miocène inférieur et moyen dans d'autres gisements du Gers (à Gondrin, Lavardens, Toujet, Pellefigue,...) ainsi que dans le Lot-et-Garonne, le Tarn-et-Garonne et les Landes ; elle se trouve également, plus au nord, dans le Miocène moyen des bassins de l'Orléanais et de la Loire ; elle a été par ailleurs signalée en Suisse et en Allemagne dans le Miocène moyen et supérieur (voir WENZ, 1923 : 1277-1288 ; GALL *in* FAHLBUSCH & GALL, 1970 : 191) et jusque dans le Pléistocène (SCHLICKUM, 1976 : 5, pl. 1, fig. 14).

Segmentina lartetii semble présenter une assez large répartition européenne à partir du Miocène moyen et jusque dans le Pléistocène (voir WENZ, 1923 : 1663-1666 ; SCHLICKUM, 1976 : 6, pl. 1, fig. 18 ; ESU, 1984 : 37, fig. 17 a,b, forme affine).

Planorbarius sansaniensis est une espèce assez commune dans le Miocène inférieur à moyen de Lavardens (Gers), et peut-être présente aussi, au Miocène moyen, dans les bassins de l'Orléanais et de la Loire.

Gastrocopta (Sinalbinula) nouletiana présente une assez large répartition européenne à partir du Miocène moyen et jusque dans le Pléistocène (voir WENZ, 1923 : 930-934 ; SCHLICKUM, 1976 : 10, pl. 2, fig. 27).

Gastrocopta (Sinalbinula) lartetii a été signalée dans le Miocène moyen de Suisse et d'Allemagne (voir WENZ, 1923 : 919 et 920).

Vertigo diversidens a été signalée dans le Miocène moyen du Wurtemberg (voir WENZ, 1923 : 988-991) ainsi que dans le Pliocène inférieur de Sardaigne (voir ESU, 1984 : 39, fig. 20a-c).

Vallonia subpulchella est connue, hors de Sansan, dans le Miocène moyen et supérieur d'Allemagne et d'Europe centrale (voir WENZ, 1923 : 913 et 914).

Triptychia (Milneedwardsia) lartetii se rencontre aussi à Ornezan et à Laymont (Gers), ainsi qu'en Ariège, en Haute-Garonne et dans les Landes ; mais elle n'a pas été signalée jusqu'ici en dehors du Bassin sous-pyrénéen.

Discus pleuradra n'a été jusqu'à présent trouvée avec certitude, en dehors du gisement de Sansan et pour le Miocène moyen du Bassin sous-pyrénéen, qu'à Seissan (Gers). Elle a été, par ailleurs, signalée en Suisse et en Allemagne à partir du Miocène moyen et jusque dans le Pléistocène (voir WENZ, 1923 : 341-343 ; SCHLICKUM, 1976 : 12, pl. 2, fig. 37).

Sansania lartetii a été signalée dans le Miocène moyen du Wurtemberg (voir WENZ, 1923 : 316-317), mais sans figuration et à partir d'indications trop incertaines pour qu'il soit raisonnablement possible de les prendre ici en considération.

Tacheocampylaea (Mesodontopsis) ludovici est une espèce largement répandue dans le Miocène inférieur et moyen du Gers, à Sos, Condom, Marsolan, Gondrin, Bezolles, Lavardens, Duran, Touget, Ornezan, Seissan ..., et a été également signalée en Haute-Garonne, Tarn-et-Garonne et Gironde, mais nulle part ailleurs.

Cepaea larteti est abondante dans le Miocène inférieur et moyen de tout le bassin d'Aquitaine ; une espèce assez voisine est connue dans le bassin de la Loire sous le nom d'*« Helix » eversa* Deshayes, 1851. WENZ (1920 : 152-154, fig. 3 ; 1923 : 619-625 ; 1924 : 183, 184), en l'attribuant à tort au Tortonien et en la considérant comme une sous-espèce de *C. eversa*, a comparé à *C. larteti* diverses espèces de *Cepaea* du Miocène moyen d'Allemagne.

Cepaea leymerieana se trouve aussi, dans le Miocène inférieur et moyen du Gers, à Seissan, Ornezan et Moncorneil-Grazan, où elle est plus rare qu'à Sansan ; elle est assez voisine d'*« Helix » turonensis* Deshayes, 1831, du bassin de la Loire, avec laquelle elle a été étroitement comparée ou même

Source : MNHN, Paris

réunie par quelques auteurs. WENZ (1923 : 577-580), en la considérant comme une sous-espèce d'*« Helix » asperula* Deshayes, 1831, l'a signalée en Suisse dans le Miocène moyen.

L'analyse biogéographique d'une paléofaune nécessite, pour présenter quelqu'intérêt, de considérer les relations qui ont pu se manifester avant, pendant et après son temps d'existence : soit, ici (et faute de pouvoir affiner davantage la chronostratigraphie), avant, pendant et après le Miocène moyen.

AVANT LE MIOCÈNE MOYEN. — Les données acquises révèlent que cinq des espèces de Sansan existaient déjà, durant le Miocène inférieur, dans diverses localités du Bassin sous-pyrénéen, à l'exclusion de tout autre bassin : il s'agit de *Lymnaea dilatata, Planorbarius sansaniensis, Triptychia (Milneedwarsia) lartetii, Tacheocampylaea (Mesodontopsis) ludovici, Cepaea larteti* et *C. leymerieana.*

DURANT LE MIOCÈNE MOYEN. — Le gisement de Sansan semble présenter, en ce qui concerne sa malacofaune, un endémisme méso-miocène assez prononcé, qui n'avait encore été souligné par aucun auteur : selon l'état actuel des connaissances, les échanges fauniques avec les autres secteurs du bassin d'Aquitaine ou avec d'autres bassins d'Europe n'ont en effet porté, durant le Miocène moyen, que sur treize espèces.

Cet endémisme est d'autant plus intéressant à considérer que, sur les treize espèces propres à Sansan durant le Miocène moyen, trois d'entre elles *(Galba dupuyiana, Gyraulus goussardianus et Sansania lartetii)* s'y trouvent représentées par des récoltes exceptionnellement abondantes (près d'une centaine d'individus recensés pour chacune), les dix autres *[Stagnicola laurillardi, Anisus dupuyanus, Anisus (Disculifer) omalus, Bathyomphalus ? microstatus, Armiger lenapalus, Segmentina ludovici, Pupilla (Gibbulinopsis) iratiana, P. (G.) blainvilleana, Testacella lartetii* et *Leucochroopsis asthena]* ne s'y trouvant par contre que faiblement représentées, rares ou même très rares.

APRÈS LE MIOCÈNE MOYEN. — Parmi les vingt-six espèces de Sansan recensées ici, six ont été signalées, avec plus ou moins de certitude, dans des gisements plus récents d'Europe (au Miocène supérieur, au Pliocène ou au Pléistocène) : *Carychium nouleti, Lymnaea dilatata, Segmentina lartetii, Gastrocopta (Sinalbinula) nouletiana, Vallonia subpulchella* et *Discus pleuradea.*

Nombre des données sur lesquelles reposent ces répartitions nécessiteraient certainement d'être affinées ; mais elles dénotent néanmoins d'une relative dissémination de la malacofaune de Sansan ; et l'endémisme qui semble l'avoir marquée pourrait, avec l'accroissement des connaissances, se révéler moins accentué qu'il n'apparaît ici.

DONNÉES D'ORDRE PALÉOÉCOLOGIQUE

BOURGUIGNAT (1881 : 157-170), en présentant son interprétation climatique et « paysagère » du site de Sansan, s'est appuyé sur tout un cortège de minutieuses comparaisons avec la nature actuelle, comparaisons qui relèvent d'une approche abusivement analogique et qui apparaissent maintenant totalement dépassées.

En fait, deux aspects relatifs à la malacofaune de Sansan sont principalement à considérer d'un point de vue paléoécologique : d'abord celui de ses particularités taphonomiques ; ensuite celui des différences qui s'observent, dans la composition des peuplements, entre les dépôts argileux et les dépôts calcareux. Les données qui vont ainsi apparaître, et qui n'avaient pas encore été mises en évidence, conduiront à quelques déductions majeures concernant le paléo-environnement de cette malacofaune.

Du point de vue taphonomique, il convient essentiellement de faire remarquer qu'aucun effet de tri ni de classement hydrodynamique ne semble avoir déterminé la disposition et la répartition des coquilles dans les sédiments : elles s'y trouvent disséminées sans concentrations particulières et ne sont

Source : MNHN, Paris

généralement ni fragmentaires, ni usées, ce qui semble indiquer une absence de transport par courants fluviatiles : les petites coquilles sont presque toujours parfaitement intactes, tandis que les grosses — et ceci aussi bien dans les dépôts calcareux que dans les dépôts argileux — sont parfois déformées ou même brisées, mais avec leurs fragments restés plus ou moins en connexion, ce qui pourrait traduire simplement un effet de compaction post-enfouissement ; dans les dépôts calcareux, des moules internes d'hélicidés se trouvent, en outre, fréquemment inclus en contact direct avec la gangue, ce qui pourrait indiquer le développement de remaniements synsédimentaires, mais semble plus probablement résulter, selon J.-C. PLAZIAT (communication manuscrite), de processus de compaction tardifs, survenus après dissolution des test coquilliers.

Ces observations, cependant, ne concernent pas le niveau *D* de LARTET (lit de base riche en hélicidés et autres gastropodes terrestres fragmentés), sur lequel aucune observation récente n'a pu être faite et qui n'a pas été pris en compte dans la présente étude ; mais son existence, autrefois notée à Sansan, laisse supposer que le régime hydrodynamique aurait pu s'y manifester, assez brièvement, suivant un mode initialement moins calme.

Du point de vue de la répartition des peuplements, il convient de relever deux faits marquants : tandis que les dépôts argileux renferment un grand nombre de spécimens jeunes ou appartenant à de petites espèces (taille fréquemment inférieure à 3 mm), les dépôts calcareux renferment par contre une majorité de spécimens adultes ou appartenant à des espèces de plus grandes dimensions (de 20 à 50 mm pour la plupart). Sur les vingt-six espèces recensées à Sansan, huit seulement se trouvent ainsi représentées dans les deux types de dépôts : *Lymnaea dilatata, Anisus (Disculifer) omalus, Armiger lenapalus, Segmentina ludovici, S. lartetii, Planorbarius sansaniensis, Triptychia (Milneedwardsia) lartetii* et *Leucochroopsis asthena*. Les Lymnaeidae et les Planorbidae (seules familles aquatiques) y sont représentés à peu près à égalité en nombre d'espèces et d'individus ; mais, concernant les familles non-aquatiques, tandis que la totalité des Carychiidae, Pupillidae, Vertiginidae, Valloniidae, Testacellidae, Discidae et Milacidae ne se rencontrent que dans les dépôts argileux, la quasi totalité des Helicidae ne se trouve, à l'inverse, que dans les dépôts calcareux. Il ressort de cette constatation que, si les conditions du milieu aquatique semblent avoir assez peu varié en passant du régime argileux au régime calcareux, les conditions de l'environnement hors-aquatique (physiographie et hygromorphie des rivages, couvert végétal,...) ont dû par contre se modifier assez fortement.

Voici l'interprétation qu'il est possible de tirer de ces similitudes dans la malacofaune aquatique et de ces différences dans la malacofaune non-aquatique.

CONCERNANT LE MILIEU AQUATIQUE. — Les divers genres de Lymnaeidae et de Planorbidae identifiés à Sansan sont représentés, dans la nature actuelle, par des espèces qui, toutes, affectionnent les supports végétaux des eaux douces généralement très peu courantes ou franchement marécageuses, bien que non croupissantes ; il n'existe en particulier, dans les dépôts miocènes de Sansan, aucun représentant de malacofaunes fluviatiles tel qu'il s'en trouve non loin de là dans le Miocène inférieur et moyen du Gers (notamment à Jegun, Ornezan, Seissan, Lahas,...) et qui comprennent alors des Unionidae, des Valvatidae et des Thiaridae, fréquemment enrobés par des encroûtements calcaires d'origine cyanobactérienne. La composition de la malacofaune aquatique de Sansan confirme, de ce point de vue, les conclusions auxquelles ont par ailleurs abouti PLAZIAT & BALTZER (2000).

CONCERNANT L'ENVIRONNEMENT HORS-AQUATIQUE. — Les genres de Carychiidae, Pupillidae, Vertiginidae, Valloniidae, Testacellidae, Discidae et Milacidae, qui caractérisent les dépôts argileux de Sansan, sont pour la plupart représentés, dans la nature actuelle, par des espèces vivant sur sols frais et moussus, humides à très humides, voire péri-marécageux ; les Helicidae du genre *Cepaea*, qui caractérisent à Sansan les dépôts calcareux, se trouvent par contre représentés dans la nature actuelle par des espèces vivant en milieux buissonneux ou boisés, secs à peu humides. Il aurait donc existé deux ensembles bien tranchés de biotopes hors-aquatiques dans l'environnement sédimentaire du site de Sansan : l'un à hygromorphie plus ou moins forte, sur berges probablement basses et dont les peuplements malacologiques se retrouvent principalement dans les dépôts argileux ; l'autre nettement moins humide, sur berges

Source : MNHN, Paris

probablement plus élevées et dont les faunes de mollusques ont été préférentiellement sédimentées dans les dépôts calcareux.

Il a été indiqué plus haut qu'aucun effet de tri ni de classement hydrodynamique ne semblait avoir déterminé la répartition des coquille dans les sédiments. Mais il convient également d'examiner si la répartition des peuplements, telle qu'elle se trouve énoncée ci-dessus, n'aurait pu être biaisée par d'éventuelles sélections artefactuelles liées aux conditions de prélèvement des spécimens, par lavage ou tamisage dans les dépôts argileux, par abattage ou ramassage direct dans les dépôts calcareux : le lavage-tamisage des dépôts argileux pourrait avoir favorisé la saisie des petites espèces, tandis que les grosses espèces aurait pu être préférentiellement prélevées dans les dépôts calcareux.

Mais, et tout en admettant que ces différences dans les modes de prélèvement aient pu avoir une influence, il ne semble cependant pas qu'elles puissent remettre en cause l'essentiel des différences observées, dans la composition des peuplements, entre dépôts argileux et dépôts calcareux. Plusieurs arguments vont en effet dans ce sens :

— S'agissant de coquilles macroscopiques (aucun des individus pris en compte n'a une dimension inférieure au millimètre), les différences dans les modes de prélèvement (lavage-tamisage d'une part, abattage-ramassage d'autre part) pourraient s'être traduites, au niveau des récoltes, par des déviances d'ordre quantitatif (en ayant favorisé la saisie de petits ou de gros individus) mais non d'ordre qualitatif (en ayant, par exemple, totalement éliminé certains des taxa reconnus).

— Les collectes effectuées dans les dépôts argileux ne renferment pas que de petits spécimens, puisqu'on y trouve aussi quelques Lymnaeidae et Planorbidae de dimensions centimétriques appartenant notamment aux espèces *Lymnaea dilatata* et *Planorbarius sansaniensis*, cependant qu'on n'y trouve, même fragmenté, aucun spécimen d'Helicidae.

— Les collectes effectuées dans les dépôts calcareux renferment aussi, à côté des gros Lymnaeidae, Planorbidae et Helicidae, quelques spécimens de taille millimétrique (stades juvéniles pour la plupart), mais parmi lesquels ne se trouve absolument aucun représentant des espèces de Carychiidae, Pupillidae et Milacidae notamment, si abondantes dans les dépôts argileux et qu'un œil tant soit peu exercé aurait immanquablement repéré dans les calcaires s'il en avait existé.

— Noulet, qui a longuement et minutieusement fouillé le site (fouilles dont témoigne l'abondance des lots spécifiques contenus dans sa collection, concernant tant les niveaux argileux que calcareux), n'a cité aucun Helicidae véritable dans les « lits d'argile à petits ossements » (les dépôts argileux) de Sansan ni, à l'inverse, aucun représentant des Carichiidae, Pupillidae, Vertiginidae, Discidae et Milacidae dans le « calcaire compact » (les dépôts calcareux) de cette localité. Et les récoltes plus récentes, aussi bien celles exploitées par Bourguignat et par Dollfus que celles effectuées, plus récemment encore, à l'instigation de L. Ginsburg, confirment parfaitement ces faits.

On peut donc admettre que, si des déviances de prélèvement se sont produites lors des fouilles (déviances inévitables, mais d'ordre essentiellement quantitatif), elles ne peuvent cependant être de nature à modifier radicalement les différences, celles-ci d'ordre purement qualitatif, observées dans la composition des peuplements entre dépôts argileux et dépôts calcareux.

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOISSY, Saint-Ange de, 1839. — Description de quelques espèces d'Hélices fossiles provenant des terrains d'eau douce du midi de la France. *Revue Zoologique par la Société Cuviérienne*, Paris, **2** : 74 et 75.

BOISSY, Saint-Ange de, 1844. — Description de plusieurs espèces d'Hélices fossiles nouvelles ou imparfaitement connues et figurées. *Magazin de Zoologie*, Paris, sect.2, 16 p., pl. LXXXVII-XC.

BOURGUIGNAT, J.R., 1857. — Du genre *Carychium*. *Aménités malacologiques*, Paris, n°**2** : 39-62 et 119-125.

BOURGUIGNAT, J.R., 1881. — Histoire malacologique de la colline de Sansan. *Annales des Hautes Études, Sciences naturelles*, Paris, **22**, art.n° 3, 175 p., 8 pl.

CROUZEL, F., 1957. — Le Miocène continental du bassin d'Aquitaine. *Bulletin du Service de la Carte géologique de France*, Paris, n°**248**, t.LIV, 264 p., 61 fig., 1 pl.

CROUZEL, F., 1972. — *Histoire du gisement paléontologique de Sansan (Helvétien moyen du Gers)*. Auch, 20 p., 2 fig.

DOLLFUS, G.F., 1914. — Conchyliologie de la molasse de l'Armagnac. *Comptes Rendus sommaires de la Société Géologique de France*, Paris : 121-123.

DOLLFUS, G.F., 1916. — Étude sur la molasse de l'Armagnac. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, sér. 4, t.**XV** (année 1915) : 335-402, pl. V et VI.

DUPUY, D., 1843. — *Essai sur les mollusques terrestres et fluviatiles et leurs coquilles vivantes et fossiles du département du Gers*. Auch, 140 p.

DUPUY, D., 1850. — Description de quelques espèces de coquilles terrestres fossiles de Sansan. *Journal de Conchyliologie*, Paris, t. **I** : 300-313, pl. XV.

ESU, D., 1984. — La malacofauna continentale pliocenica di Mandriola (Sardegna occidentale) : systematica e paleobiogeografica. *Geologica Romana*, Roma, **23** : 23-50, 26 fig., 2 pl.

FAHLBUSCH, V. & GALL, H., 1970. — Die Obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 1, Entdeckung, Geologie, Faunenübersicht und Grabungsbericht für 1969 (mit Beiträgen von J. Gregor und W. Jung). *Mitteilungen der Bayerischen Staatssamlung für Paläontologie und historische Geologie*, München, **10** : 365-369, 9 fig., 1 pl.

FAHLBUSCH, V., GALL, H. & SCHMIDT-KITTLER, N., 1972. — Die Obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 2, Sediment und Fossilinhalt-Probleme der Genese und Ökologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatschafte*, Stuttgart, **1972** (6) : 331-343.

FISCHER-PIETTE, E., FRANC, A., MARTOJA, M., TERMIER, G. & H., 1968. — *Mollusques, Gastéropodes et Scaphopodes. In* : GRASSÉ P.P., *Traité de Zoologie*, t.V, fasc.III. Masson éd., Paris, 1083 p., 516 fig., 10 pl.

GASSIES, J.-B. & FISCHER P., 1856. — Monographie du genre Testacelle. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, t.**XXI**, 3e livr. : 195-248, 2 pl.

HUBENDICK, B., 1978. — Systematics and comparative morphology of the Basommatophora. *In* : FRETTER V. & PEAKE J., *Pulmonates, vol. 2A, systematics, evolution and ecology*. Academic Press, London, p. 1-47, 207 fig., 1 tabl.

JACQUOT, E., 1870. — *Description géologique et minéralogique du département du Gers, 1re partie*. Impr. nat., Paris : 158 p., 1 pl.

LARTET, E., 1851. — *Notice sur la colline de Sansan... avec une liste des coquilles terrestres, lacustres et fluviatiles du même terrain par M.* NOULET, M. DUPUY et M. de BOISSY. Auch, 45 p., 1 pl.

NORDSIECK, H., 1976. — Fossile Clausilien, III. Clausilien aus dem O-Pliozän des Elsass, II (mit Bemerkungen zur systematischen Stellung von Triptychia). *Archiv für Molluskenkunde*, Frankfurt am Main, **107** (1-3) : 73-82, pl. 10, 10a.

NORDSIECK, H., 1986. — Das System der tertiären Helicoidea Mittel- und Westeuropas (Gastropoda : Stylommatophora). *Heldia*, München, **1** (4) : 109-120, pl. 15-17.

NOULET, J.-B., 1846. — Mémoire sur quelques coquilles fossiles nouvelles découvertes dans la région aquitanienne du bassin sous-pyrénéen. *Mémoires de l'Académie royale des sciences, inscriptions et belles-lettres de Toulouse*, 3e sér., vol.**II** : 220-240, 6 pl.

NOULET, J.-B., 1854. — *Mémoires sur les coquilles fossiles des terrains d'eau douce du sud-ouest de la France*. Toulouse : 122 p.

NOULET, J.-B., 1868. — Mémoires sur les coquilles fossiles des terrains d'eau douce du sud-ouest de la France. *Mémoires de l'Académie des Sciences de Toulouse*, sér.7, t. **I** : 108-253.

PLAZIAT, J.-C. & BALTZER, F., 2000. — Rôles respectifs de la sédimentation et de la diagenèse dans la constitution du gisement de vertébrés de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **183** : 83-108.

PRÉVOST, C., 1846. — Sur le gisement des fossiles de Sansan (Gers). *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, sér.2, **3** : 338-346, pl.V.

RAULIN, V., 1856. — Distribution géologique des animaux vertébrés et des Mollusques terrestres et fluviatiles fossiles de l'Aquitaine. *Actes de l'Académie impériale de Bordeaux*, vol.**18** : 363-408.

SALARD-CHEBOLDAEFF, M. & OLLIVER-PIERRE, M.F., 2000. — Palynologie et environnement du site de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **183** : 117-127.

Source : MNHN, Paris

SANDBERGER, C.L.F., 1870-1875. — *Die Land- und Süsswasser-Conchylien der Vorwelt*. Wiesbaden, 1000 p., 1 tabl., 36 pl.

SCHLICKUM, W.R., 1976. — Die in der pleistozänen Gemeindekiesgrube von Zwiefaltendorf a. d. Donau abgelagerte Molluskenfauna der Silvanaschichten. *Archiv für Molluskenkunde*, Frankfurt am Main, **107** (1-3) : 1-31, pl.1-5.

SCHLICKUM, W.R. & STRAUCH, F., 1979. — Die Land- und Süsswassermollusken der Pliozänen Deckschichten der Rheinischen Braunkohle. *Abhandlungen der Senkenbergische Naturforschenden Gesellschaft*, Frankfurt am Main, **536**, 144 p., 11 pl.

SEN, S. & GINSBURG L., 2000. — La magnétostratigraphie du site de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **183** : 69-81.

SERRET, L., 1986. — Les collections du département de Géologie et de Paléontologie des invertébrés du Muséum d'Histoire naturelle de Genève. 15. Collections Cotteau, Bourguignat, Defrance, Duval, de Mortillet, Schloenbach. *Revue de Paléobiologie*, Genève, **5**, n° 1 : 149-157.

STRAUCH, F., 1976. — Die Entwicklung der europäischen Vertreter der Gattung *Carychium* O.F. Müller seit dem Miozän (Mollusca : Basommatophora). *Archiv für Molluskenkunde*, Frankfurt am Main, **107** (4-6) : 149-193, pl. 13-20.

TRACEY, S., TODD, J.A. & ERWIN, D.H., 1993. — Mollusca : Gastropoda. *In* : BENTON M.J., *The Fossil Record, 2)*. Chapman and Hall ed., London : 131-167.

TRUC, G., 1971. — *Heliceae (Gastropoda)* du Néogène du bassin rhodanien (France). *Géobios*, Lyon, **4**, 4 : 273-327, 14 fig., pl. 15-18.

WENZ, W., 1920. — Über das Vorkommen von *Cepaea eversa larteti* (Boissy) in den schwäbischen Silvanaschichten und seine Bedeutung für deren Gliederung. *Senckenbergiana*, Frankfurt am Main, II, 5 : 151-158, 9 fig.

WENZ, W., 1923-1930. — *Gastropoda extramarina tertiaria. Fossilium Catalogus*, Berlin, I (17, 18, 20-22, 32, 38, 40, 43, 46), 3387 p.

WENZ, W., 1924. — Die Flammenmergel der Silvanaschichten und ihre Fauna. *Jahresbericht und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereines, Stuttgart*, **13** : 181-186.

ZILCH, A., 1959-1960. — *Handbuch der Paläozoologie*. Bd. 6, T. 2. *Gastropoda, Euthyneura*. Berlin, 834 p., 2515 fig.

Source : MNHN, Paris

9

L'ichthyofaune de Sansan : signification paléoécologique et paléobiogéographique

Jean GAUDANT

Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de Paléontologie, UMR 8569 du CNRS
8, rue Buffon, F-75005 Paris

RÉSUMÉ

Deux squelettes en connexion et plusieurs centaines de fragments isolés (dents principalement) témoignent de la présence de poissons téléostéens dulçaquicoles dans le Miocène moyen de Sansan (Gers, France). Les Cyprinidae y sont de beaucoup les plus abondants. Ils sont représentés par les genres *Palaeocarassius* Obrhelová, *Palaeoleuciscus* Obrhelová et *Barbus* Cuvier. Une espèce nouvelle est décrite : *Palaeocarassius obesus* nov. sp. Des dents isolées indiquent la présence de Characidae que l'on ne peut pratiquement pas distinguer du genre africain actuel *Alestes* Müller & Troschel. Enfin, un squelette et divers fragments de Channidae témoignent de la présence du genre *Channa* Scopoli. Le genre *Alestes* Müller & Troschel est un immigrant d'origine africaine qui a pénétré dans les eaux douces européennes au Miocène moyen (ou un peu plus tôt ?). D'autre part, le genre *Channa* Scopoli vit actuellement dans le Sud et le Sud-Est de l'Asie.

ABSTRACT

The Fish-fauna of Sansan : palaeoecological and palaeobiogeographical significance.

Two articulated skeletons and several hundred isolated fragments (mainly teeth) bear witness to the occurrence of freshwater teleostean fishes in the Middle Miocene of Sansan (Gers, France). The Cyprinids are, by far, the most abundant. Their representatives belong to the genera *Palaeocarassius* Obrhelová, *Palaeoleuciscus* Obrhelová and *Barbus* Cuvier. A new species is described : *Palaeocarassius obesus* nov. sp. Isolated teeth are indicative of the presence of a Characid that cannot be distinguished clearly from the recent African genus *Alestes* Müller & Troschel. Finally, one skeleton and some fragments of Channids belong to the genus *Channa* Scopoli. The genus *Alestes* Müller & Troschel is an immigrant from Africa that penetrated into European freshwaters during the Middle Miocene (or slightly earlier ?). On the other hand, the genus *Channa* Scopoli lives at present in South and South-East Asia.

GAUDANT, J., 2000. — L'ichthyofaune de Sansan : signification paléoécologique et paléobiogéographique. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 155-175. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Célèbre par sa faune de Mammifères d'âge astaracien (Miocène moyen), qui a permis de l'attribuer à la biozone mammalienne MN 6, ce qui correspondrait à un âge voisin de 15 millions d'années (MEIN, 1977), le gisement de Sansan (Gers) a également livré des restes de poissons. En effet, il y a un peu plus d'un siècle, FILHOL (1891) a signalé la découverte, dans une assise de calcaire de trois centimètres d'épaisseur, située juste au-dessous de l'argile azoïque supérieure, de « deux empreintes de poissons fossiles », au cours des fouilles de 1887. Ce sont très certainement ces deux squelettes, fossilisés dans un calcaire marneux illitique de couleur beige et portant l'inscription « Sansan » que nous avons retrouvés dans les collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle. Au cours des dernières décennies, les lavages de sédiments pratiqués en vue d'isoler des dents et des ossements de petits mammifères ont également permis de récolter dans l'argile violette plusieurs centaines de dents et quelques os de poissons qui permettent de compléter notre connaissance de l'ichthyofaune de Sansan.

ÉTUDE ANATOMIQUE ET SYSTÉMATIQUE

Famille CYPRINIDAE

Genre *PALAEOCARASSIUS* Obrhelová, 1970

Palaeocarassius obesus nov. sp.

Fig. 1-5 ; Fig. 6 A-F

Le genre *Palaeocarassius* Obrhelová est représenté à Sansan par un squelette en connexion inventorié M.N.H.N.P.-Sa 15649 dont la longueur standard est un peu supérieure à 100 mm. Son corps est trapu : sa hauteur maximale, mesurée à l'avant de la nageoire dorsale, égale pratiquement la moitié de la longueur standard. La tête, massive, relativement grande, constitue un peu plus du tiers de la longueur standard. La hauteur maximale du corps mesure approximativement les quatre cinquièmes de sa longueur. Les principales dimensions de ce fossile s'établissent comme suit :

PRINCIPALES DIMENSIONS	MESURES (en mm)
Longueur totale	125 env.
Longueur standard	104
Hauteur maximale du corps	50
Longueur de la tête	36,5
Distance anté-dorsale	51,5
Distance anté-anale	83
Distance anté-pectorale	33
Distance anté-pelvienne	50
Longueur de la dorsale	>18,5
Longueur de l'anale	>17,5
Longueur des pectorales	15 env.
Longueur des pelviennes	23
Longueur basale de la dorsale	27
Longueur basale de l'anale	-
Longueur du pédicule caudal	-
Hauteur du pédicule caudal	16

Source : MNHN, Paris

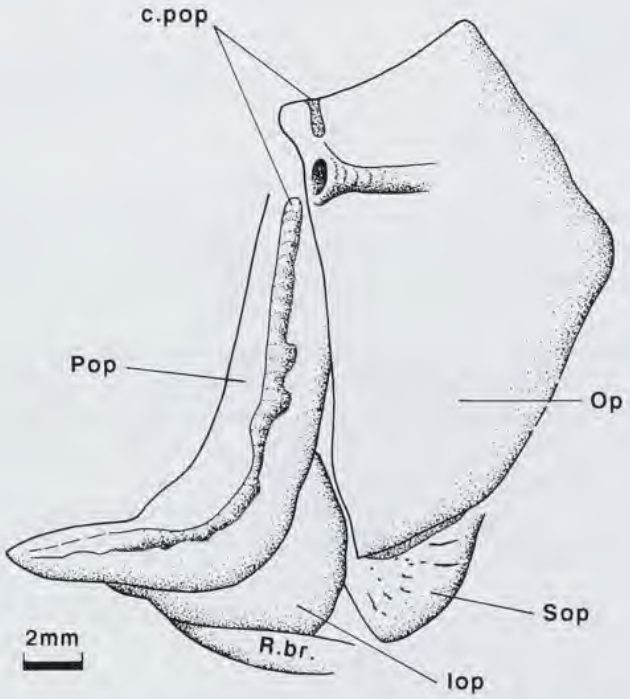


FIG. 1. — *Palaeocarassius obesus* nov. sp. Région operculaire de l'holotype M.N.H.N.P.-Sa 15649. Iop : interopercule ; Op : opercule ; Pop : préopercule ; R. br. : rayon branchiostège ; Sop : sousopercule ; c. pop : canal préoperculaire.

FIG. 1. — Palaeocarassius obesus *nov. sp. Opercular region of the holotype M.N.H.N.P.-Sa 15649. Iop : interoperculum ; Op : operculum ; Pop : preoperculum ; R. br. : branchiostegal ray ; Sop : suboperculum ; c. pop : preopercular canal.*

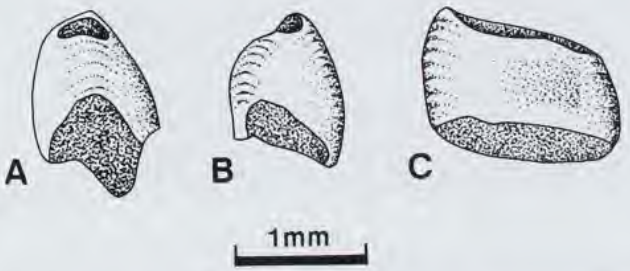


FIG. 2. — *Palaeocarassius obesus* nov. sp. Dents pharyngiennes prélevées sur l'holotype M.N.H.N.P.-Sa 15649. **A, B** : dents pharyngiennes antérieures (notées 1 par RUTTE, 1962). C : dent pharyngienne médiane (notée 3).

FIG. 2. — Palaeocarassius obesus *nov. sp. Pharyngeal teeth removed from the holotype M.N.H.N.P.-Sa 15649. **A, B** : anterior pharyngeal teeth (noted 1 by RUTTE, 1962). C : median pharyngeal tooth (noted 3).*

LA TÊTE. — La région céphalique est médiocrement conservée et ne permet d'en donner qu'une description succincte. Du toit crânien, on distingue seulement le frontal, massif, en arrière duquel on reconnaît le pariétal. L'orbite, de taille modérée, a un diamètre horizontal légèrement inférieur au quart de la longueur de la tête. Le parasphénoïde la traverse un peu au-dessus de son centre. Deux infraorbitaux sont visibles au-dessous de l'orbite.

La bouche est relativement courte car l'articulation de la mandibule avec le carré prend place sous la partie antérieure de l'orbite. Le dentaire est caractérisé par la possession d'un processus coronoïde élevé et relativement large. Plus en avant, le processus oral du dentaire s'abaisse très fortement jusqu'à la

Source : MNHN, Paris

région symphysaire. On distingue également le bord oral rectiligne et édenté du prémaxillaire et une partie du maxillaire.

Le carré est partiellement visible. Le symplectique s'engage dans son échancrure postérieure que limite vers l'arrière le processus postérieur. Au-dessus du symplectique prend place l'hyomandibulaire dont l'état de conservation est médiocre.

Le préopercule (Fig. 1) est caractérisé par le grand développement de sa branche verticale qui est sensiblement plus longue que la branche horizontale avec laquelle elle détermine un angle d'environ 115°, mesuré le long de leurs bords antérieurs. L'angle postéro-ventral du préopercule est régulièrement arrondi. Le tracé du canal préoperculaire est approximativement parallèle au bord postéro-ventral de l'os.

De l'opercule (Fig. 1) on ne peut observer que le bord antérieur rectiligne, surmonté par un angle antéro-dorsal saillant à la base duquel prend place la cavité glénoïde qui assure l'articulation avec le processus opercularis de l'hyomandibulaire. Bien que sa région postérieure soit masquée par le cleithrum, l'opercule paraît avoir été relativement étroit car sa largeur maximale ne semble pas avoir excédé les 2/3 de la hauteur de son bord antérieur. L'angle postéro-ventral arrondi de l'opercule a laissé son empreinte dans le sédiment. Au-dessous de l'opercule, on distingue l'empreinte d'une partie du sousopercule à la surface duquel s'observe une ornementation rayonnante. Un rayon branchiostège et l'empreinte d'un second rayon sont également visibles.

Trois dents pharyngiennes (Fig. 2 ; Fig. 5 B-D) ont été prélevées sur le squelette décrit précédemment. En outre, de nombreuses dents pharyngiennes isolées caractéristiques du genre *Palaeocarassius* Obrhelová ont été recueillies par lavage-tamisage.

Deux des dents prélevées (Fig. 2 A, B ; Fig. 5 B-C), de forme plus ou moins conique, se terminent distalement par un crochet court sous lequel prend place une petite area masticatrice. Il s'agit des dents antérieures portées par les os pharyngiens de ce spécimen. La troisième dent (Fig. 2 C ; Fig. 5 D), caractérisée par sa couronne aplatie antéro-postérieurement, présente en section transversale une forme concavo-convexe, sa face postérieure étant légèrement évidée. Son extrémité distale est creusée d'un sillon qui, en raison de la morphologie de cette dent, est assez fortement arqué. Compte tenu de sa morphologie, cette dent semble avoir occupé une position médiane sur l'os pharyngien (dent susceptible d'être notée *3* dans le système de notation proposé par RUTTE, 1962), comme permet de le penser une comparaison, à la fois avec les os pharyngiens de l'espèce actuelle *Carassius carassius* (L.) et avec les différents types morphologiques de dents pharyngiennes de *Palaeocarassius* observés à Sansan.

Les dents attribuables au genre *Palaeocarassius* Obrhelová sont les plus abondantes parmi les dents de poissons recueillies à Sansan par lavage-tamisage : nous en avons dénombré près de 450, soit 77 % du nombre total de dents de poissons observées. On peut y distinguer les types morphologiques suivants :

— des dents massives à couronne galbée de forme générale cylindro-conique, se terminant distalement par un court crochet plus ou moins bien individualisé, sous lequel prend place une area masticatrice de taille réduite (Fig. 3 A, B ; Fig. 6 A-B). Ces dents peuvent être considérées comme des dents antérieures (notées *5* dans le système de notation proposé par RUTTE, 1962).

— des dents dont la couronne, subcylindrique dans sa partie proximale, s'aplatit progressivement, au point de présenter, dans sa région distale, une section transversale concavo-convexe. Ces dents (Fig. 3 C ; Fig. 6 C), modérément comprimées antéro-postérieurement, portent à leur extrémité distale une area masticatrice constituée par un sillon arqué, relativement large, disposé transversalement par rapport à l'axe de la dent. Ces dents devaient prendre place sur la partie antérieure des os pharyngiens, juste en arrière des dents décrites précédemment. On peut donc tenter de les noter 4 dans le système proposé par RUTTE (1962).

— des dents à base plus comprimée et dont la couronne s'évase assez sensiblement dans sa partie distale qui est arquée et fortement comprimée antéro-postérieurement (Fig. 3 D ; Fig. 6 D). Distalement, s'observe parfois un très petit crochet du côté interne. Un sillon étroit prend place à l'extrémité distale de

Source : MNHN, Paris

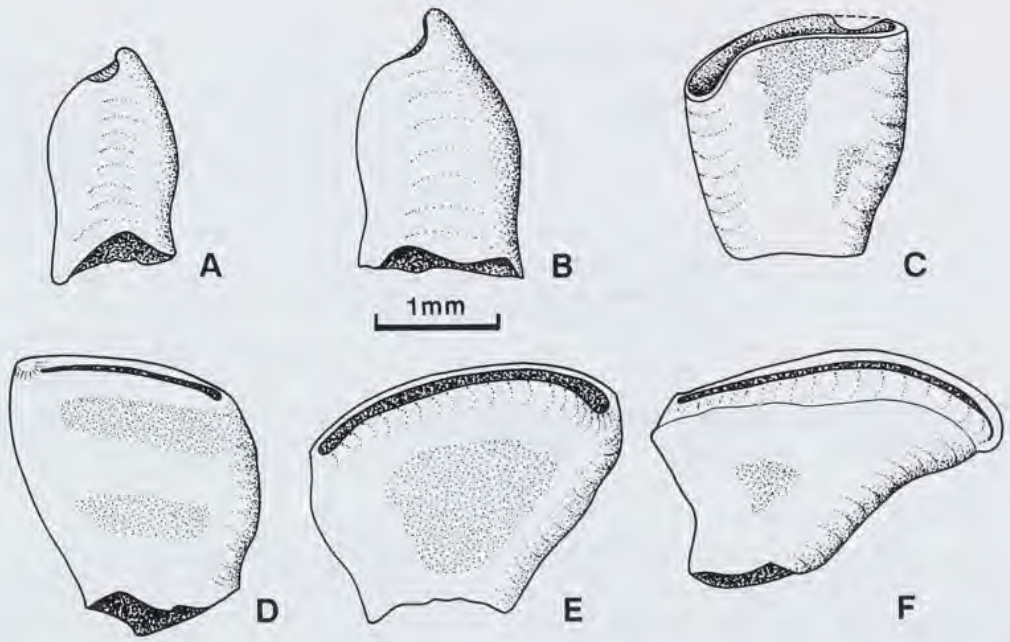


FIG. 3. — *Palaeocarassius obesus* nov. sp. Dents pharyngiennes isolées obtenues par lavage-tamisage ; numéro de catalogue M.N.H.N.P.-Sa 15652. **A, B** : dents pharyngiennes antérieures (notées *5* par RUTTE, 1962). **C** : deuxième dent pharyngienne antérieure (notée *4*). **D** : dent pharyngienne médiane (notée *3*). **E** : avant-dernière dent pharyngienne (notée *2*). **F** : dent pharyngienne postérieure (notée 1).

*FIG. 3. — Palaeocarassius obesus nov. sp. Isolated pharyngeal teeth sorted by washing and screening; catalogue number M.N.H.N.P.-Sa 15652. **A, B** : anterior pharyngeal teeth (noted 5 by RUTTE, 1962). **C** : second anterior pharyngeal tooth (noted 4). **D** : median pharyngeal tooth (noted 3). **E** : penultimate pharyngeal tooth (noted 2). **F** : posterior pharyngeal tooth (noted 1).*

la couronne qui détermine avec l'axe longitudinal de celle-ci un angle d'environ 75°. Nous considérons que ces dents devaient occuper une position médiane sur l'os pharyngien (dents notées 3 dans le système de notation proposé par RUTTE, 1962).

— des dents à couronne à la fois fortement aplatie antéro-postérieurement et très évasée (en raison du grand développement de leur région mésiale) et dont l'extrémité distale est creusée d'un étroit sillon arqué (Fig. 3 E ; Fig. 6 E). Ces dents semblent avoir occupé l'avant-dernière place à l'arrière de l'os pharyngien (dents notées *2* par RUTTE, 1962).

— des dents à couronne extrêmement comprimée antéro-postérieurement caractérisées par leur région mésiale fortement proéminente et par la présence d'un sillon étroit faiblement déprimé à leur extrémité distale (Fig. 3 F ; Fig. 6 F). Ces dents, qui sont très semblables aux dents postérieures de l'espèce actuelle *Carassius carassius* (L.), peuvent être notées 1 dans le système de notation proposé par RUTTE (1962).

On soulignera ici le fait que deux des dents pharyngiennes prélevées sur le squelette en connexion de Sansan (Fig. 2 A, B ; Fig. 5 C-D) et certaines dents pharyngiennes isolées (Fig. 3 A, B ; Fig. 6 A-B) permettent de préciser l'appartenance au genre *Palaeocarassius* Obrhelová des dents pharyngiennes isolées provenant des « Mydlovary-Schichten » figurées par OBRHELOVÁ (1970, fig. 15 A-G ; Pl. V, fig. 4-6) comme « Pisces indet. ».

LE CORPS. — La colonne vertébrale se compose d'environ 29 ou 30 vertèbres. Les quatre vertèbres antérieures modifiées et fusionnées pour constituer l'appareil de Weber sont mal conservées. On en distingue essentiellement deux épines neurales courtes. En arrière prennent place 13 ou 14 (?) vertèbres abdominales libres surmontées par des neurapophyses normalement développées.

Source : MNHN, Paris

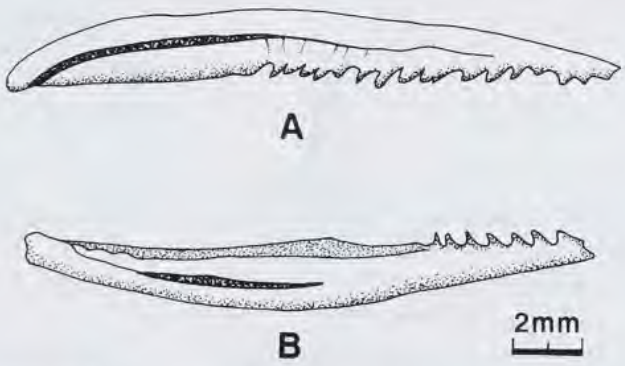


FIG. 4. — *Palaeocarassius obesus* nov. sp. Rayons ossifiés des nageoires dorsale (A) et anale (B) de l'holotype M.N.H.N.P.-Sa 15649.
FIG. 4. — Palaeocarassius obesus *nov. sp. Ossified rays of the dorsal (A) and anal (B) fins of the holotype M.N.H.N.P.-Sa 15649.*

La région postabdominale est constituée de 12 vertèbres dont les centra supportent des neurapophyses et des hémapophyses relativement longues et robustes dont l'extrémité distale prend place approximativement aux deux tiers de la distance séparant les régions dorsale et ventrale des centra, respectivement des bords dorsal et ventral de l'animal.

Des os intermusculaires (*epineuralia* et *epipleuralia*) sont observables dans la région postabdominale.

Les côtes pleurales, au nombre d'une dizaine de paires, sont longues et robustes. Leur extrémité distale atteint pratiquement le bord ventral de la cavité abdominale.

La nageoire caudale est profondément fourchue puisque la longueur de ses lépidotriches axiaux paraît avoir égalé approximativement la moitié de celle des plus longs rayons de chaque lobe. Elle se compose de 19 rayons principaux, dont 17 bifurqués, auxquels s'ajoutent, dorsalement et ventralement, cinq rayons marginaux. La composition de la caudale peut donc s'écrire 5+I+9/8+I+5.

Le squelette caudal axial, assez médiocrement conservé, se compose de trois vertèbres plus ou moins profondément modifiées, parmi lesquelles on distingue à l'arrière le complexe uro-terminal précédé de deux vertèbres préurales libres. Le complexe uro-terminal est prolongé vers l'arrière par un uroneural (pleurostyle) assez redressé qui détermine un angle d'environ 150° avec l'axe de la colonne vertébrale. On dénombre cinq hypuraux en avant desquels prend place le parhypural, relativement long et étroit. Dorsalement s'observent les restes d'un épural unique. Les deux derniers centra préuraux libres supportent des neurapophyses et hémapophyses longues qui concourent au soutien des rayons marginaux dorsaux et ventraux de la nageoire caudale.

La nageoire dorsale est insérée juste en avant du milieu du corps, mesuré de la pointe du museau à la base des lépidotriches caudaux. Elle est très développée puisque la longueur de sa base excède le quart de la longueur standard. Elle débute par deux rayons courts indivis en arrière desquels prend place un fort rayon ossifié dont le bord postérieur est fortement crénelé (Fig. 4 A). La longueur de ce rayon, dont les articles distaux manquent, excède la moitié de la hauteur maximale du corps. Plus en arrière prennent place douze rayons à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière.

L'endosquelette de la nageoire dorsale se compose de 14 axonostes proximaux en forme de baguettes dont l'extrémité proximale s'intercale entre les extrémités distales des neurapophyses correspondantes, sauf en ce qui concerne les axonostes proximaux postérieurs qui sont sensiblement plus courts que les antérieurs.

La nageoire anale, qui occupe une position très reculée, débute un peu en arrière de la verticale passant par la base du lépidotriche postérieur de la nageoire dorsale. On y distingue à l'avant un court

Source : MNHN, Paris

rayon en arrière duquel prend place un fort rayon ossifié dont le bord postérieur est fortement crénelé dans sa région distale (Fig. 4 B). La partie postérieure de la nageoire est constituée de cinq lépidotriches articulés et bifurqués.

L'endosquelette de la nageoire anale débute par deux axonostes proximaux très longs et robustes dont l'extrémité proximale s'intercale entre les extrémités distales des deux premières hémapophyses. Quatre autres axonostes proximaux plus courts lui font suite.

De *la ceinture scapulaire*, on distingue essentiellement les débris du cleithrum.

Les nageoires pectorales sont de taille médiocre puisque leur extrémité distale n'atteint pas la base des pelviennes. Elles se composent de quatorze lépidotriches, dont un non bifurqué, auxquels s'ajoute dorsalement un rayon plus court.

Les nageoires pelviennes sont insérées sensiblement plus près de la base des pectorales que de l'origine de l'anale. Elles prennent place en avant de la verticale passant par l'origine de la nageoire dorsale. Elles sont assez grandes, bien que leur extrémité distale n'atteigne pas l'origine de l'anale. Elles semblent avoir été constituées d'une dizaine de lépidotriches.

Les os pelviens, de forme générale triangulaire, effilés vers l'avant, sont trop médiocrement conservés pour permettre d'en donner une description précise.

Les écailles sont principalement observables au-dessus des nageoires pectorales et, de manière plus fragmentaire, au-dessus des pelviennes. De type cycloïde, elles sont relativement grandes car on peut estimer à environ 25 le nombre d'écailles constituant la ligne latérale. Elles sont caractérisées par la possession de radii sur leurs champs antérieur et postérieur. Les circuli, en disposition concentrique, paraissent avoir présenté une densité d'environ 15 au millimètre.

STATUT TAXONOMIQUE. — Bien que la comparaison soit rendue difficile en raison d'un mode de conservation très différent (squelette en connexion dans le cas présent ; os isolés et restes fragmentaires dans l'autre), on peut tenter un rapprochement entre le spécimen de Sansan et le matériel type de l'espèce miocène des environs de České Budejovice (Bohême), *Palaeocarassius mydlovarensis* Obrhelová, 1970 dont l'âge, initialement considéré comme tortonien par ČTYROKÝ & FEJFAR (1962) serait en réalité plus probablement badenien (un étage qui équivaut au Langhien et à une partie du Serravallien dans la partie centrale de la Paratéthys). Ce rapprochement est rendu possible par la morphologie des dents pharyngiennes prélevées sur le squelette en connexion de Sansan mais également par la présence de rayons ossifiés à bord postérieur crénelé aux nageoires dorsale et anale. On notera en particulier que l'une des dents pharyngiennes prélevées (Fig. 2 C ; Fig. 5 E) présente des similitudes avec une dent de *Palaeocarassius mydlovarensis* Obrhelová figurée par OBRHELOVÁ (1970, fig. 7 A-C), tandis que les deux autres (Fig. 2 A-B ; Fig. 5 C-D) ressemblent aux dents indéterminées figurées par OBRHELOVÁ (1970, fig. 15 A-C). Cela démontre donc que le polymorphisme des dents pharyngiennes de *Palaeocarassius* Obrhelová est plus important que ne le soupçonnait OBRHELOVÁ (1970).

À ce jour, l'espèce *Palaeocarassius mydlovarensis* Obrhelová est la seule espèce attribuée avec certitude au genre *Palaeocarassius* Obrhelová. Elle a été décrite à partir d'un matériel fragmentaire constitué principalement par des os isolés. Le seul caractère méristique mentionné par OBRHELOVÁ (1970) concerne la composition de la nageoire dorsale qui ne comporterait que ?+I+8 ? rayons sur l'unique fragment de tronc récolté près de Mydlovary. Or, le squelette découvert à Sansan possède une nageoire dorsale composée de ii+I+12 rayons. Compte tenu de l'incertitude qui subsiste quant à la composition de la nageoire dorsale de l'espèce *P. mydlovarensis* Obrhelová, cette différence apparente n'a évidemment aucune valeur taxonomique.

Sans l'avoir personnellement étudiée, OBRHELOVÁ (1970) pensait également que l'espèce *Cyprinus priscus* von Meyer, du Miocène inférieur (Ottnangien ou Karpatien ?) d'Unterkirchberg (Wurtemberg, Allemagne) « appartient selon toutes probabilités au nouveau genre *Palaeocarassius* ». Cette espèce est en outre connue par des squelettes en connexion dans le Miocène moyen ou supérieur de Beuern (Hesse, Allemagne).

Source : MNHN, Paris

D'après nos observations encore inédites, le matériel d'Unterkirchberg est composé d'individus dont la longueur standard peut excéder 135 mm. La hauteur maximale est voisine du tiers de la longueur standard, le rapport Hauteur maximale du corps / Longueur standard pouvant cependant varier de 31 à 39 % (alors qu'il égale 48 % sur le spécimen de Sansan). Ces poissons sont caractérisés par une colonne vertébrale comportant de 29 à 32 vertèbres, dont 13 ou 14 postabdominales (contre 29 ou 30 dont 12 postabdominales pour le spécimen de Sansan), une nageoire dorsale formée d'un ou deux rayons courts indivis, un rayon ossifié crénelé et 10 lépidotriches (contre deux rayons courts indivis, un rayon ossifié crénelé et 12 lépidotriches pour le fossile de Sansan) et une nageoire anale formée d'un ou deux rayons courts indivis, un rayon ossifié crénelé et 5 ou 6 lépidotriches (alors qu'à Sansan nous avons dénombré un rayon court indivis, un rayon ossifié crénelé et 5 lépidotriches).

Outre la forme plus trapue de son corps, deux caractères méristiques sont donc dignes d'être pris en considération pour distinguer le *Palaeocarassius* de Sansan des représentants de l'espèce « *Cyprinus* » *priscus* von Meyer, 1851. Le premier a trait à la composition de la nageoire dorsale qui comporte deux lépidotriches de plus sur le spécimen de Sansan. Cette différence est toutefois atténuée par le fait que nous avons dénombré 11 lépidotriches sur certains représentants de l'espèce « *Cyprinus* » *priscus* von Meyer provenant de Beuern. On sait en outre que l'espèce européenne actuelle *Carassius carassius* (L., 1758), qui paraît être directement apparentée à « *Cyprinus* » *priscus* von Meyer, est caractérisée par une importante variabilité de la nageoire dorsale qui comporte 17 à 25 rayons d'après LADIGES & VOGT (1965) et III-IV+14-22 rayons d'après SPILLMANN (1961). Le second caractère concerne la composition de la colonne vertébrale qui est formée de 12 vertèbres postabdominales sur le spécimen de Sansan au lieu de 13 ou 14 chez « *Cyprinus* » *priscus* von Meyer.

Ces différences nous conduisent à considérer que l'unique squelette en connexion de *Palaeocarassius* découvert à Sansan doit être considéré comme l'holotype d'une espèce nouvelle que nous proposons de nommer *Palaeocarassius obesus* nov. sp. Cette espèce peut être définie par la diagnose suivante :

« *Palaeocarassius* de taille moyenne, caractérisé par la forme trapue de son corps dont la hauteur maximale est à peine inférieure à la moitié de la longueur standard. Colonne vertébrale composée de 29 ou 30 vertèbres dont 17 (ou 18 ?) abdominales et 12 postabdominales. Nageoire dorsale composée de deux rayons courts indivis, un rayon ossifié crénelé et 12 lépidotriches. Nageoire anale petite, formée d'un rayon court, d'un rayon ossifié crénelé et de 5 lépidotriches. »

ORIGINE DU NOM. — Référence à la forme trapue du corps.

HOLOTYPE. — Spécimen M.N.H.N.P.-Sa 15649, conservé à Paris, à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle.

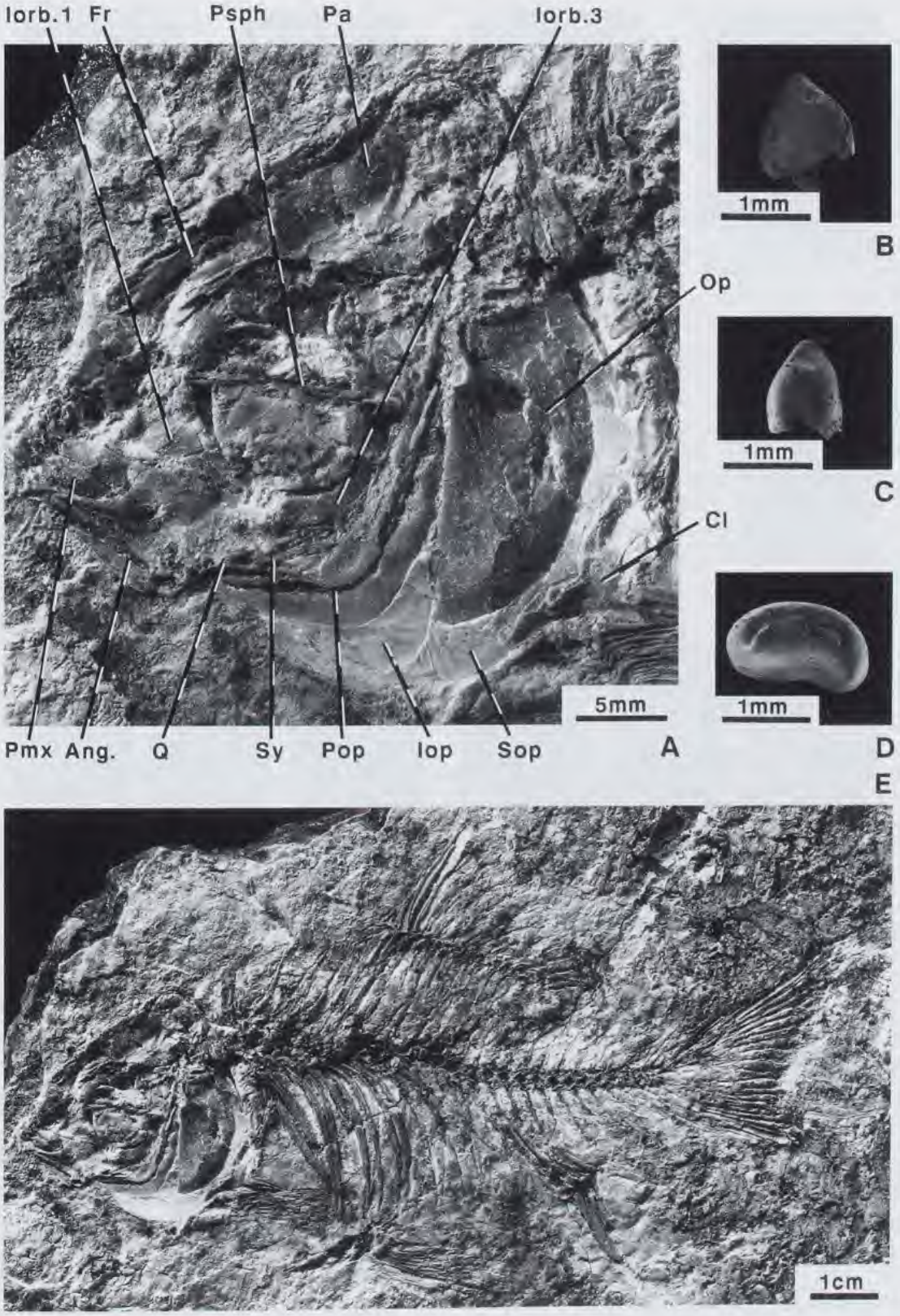
GISEMENT TYPE. — Calcaire marneux provenant de la partie supérieure du gisement de Sansan.

ÂGE. — Miocène moyen (biozone mammalienne MN 6).

FIG. 5. — *Palaeocarassius obesus* nov. sp. **A**, Tête de l'holotype M.N.H.N.P.-Sa 15649 (Collection H. FILHOL). Ang : angulaire ; Cl : cleithrum ; Fr : frontal ; Iop : interopercule ; Iorb. 1 : lacrymal ; Iorb. 3 : troisième infraorbital ; Op : opercule ; Pa : pariétal ; Pmx : prémaxillaire ; Pop : préopercule ; Psph : parasphénoïde ; Q : carré ; Sop : sousopercule ; Sy : symplectique. **B**, Dent pharyngienne antérieure (notée 5 par RUTTE, 1962), prélevée sur le même spécimen. **C**, Dent pharyngienne antérieure (notée 5), prélevée sur le même spécimen. **D**, Dent pharyngienne médiane (notée 3), provenant de l'os pharyngien droit, prélevée sur le même spécimen. **E**, Vue générale du même spécimen. [A, E : clichés D. SERRETTE. B-D : électrophotographies S. LAROCHE].

*FIG. 5. — Palaeocarassius obesus nov. sp. **A**, Head of the holotype M.N.H.N.P.-Sa 15649 (H. FILHOL's collection). **B**, Anterior pharyngeal tooth (noted 5 by RUTTE, 1962) removed from the same specimen. **C**, Anterior pharyngeal tooth (noted 5), removed from the same specimen. **D**, Median pharyngeal tooth (noted 3), from the right pharyngeal bone, removed from the same specimen. **E**, General view of the same specimen.*

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Genre *PALAEOLEUCISCUS* Obrhelová, 1971 (*sensu* Gaudant, 1993a)

Palaeoleuciscus sp.

Fig. 6 H-M6 ; Fig. 7-8

Quelques fragments de petits poissons récoltés par F. CROUZEL dans une marne beige rosée renfermant de nombreuses coquilles d'un petit Planorbididae (matériel inventorié M.N.H.N.P.-Sa 15654), un peu plus d'une centaine de dents pharyngiennes isolées, soit 19 % du nombre total de dents de poissons observées (M.N.H.N.P.-Sa 15656) et un os pharyngien incomplet obtenu par lavage-tamisage (M.N.H.N.P.-Sa 15657) peuvent être attribués au genre *Palaeoleuciscus* Obrhelová, comme l'indiquent à la fois la morphologie des dents pharyngiennes, leur disposition sur l'os pharyngien et la composition de la nageoire anale. En effet, l'un des fragments de squelettes articulés permet d'observer une nageoire anale composée d'une douzaine de rayons, comme c'est le cas chez l'espèce miocène d'Anatolie *Palaeoleuciscus etilius* (Rückert-Ülkümen, 1965), dont nous avons précisé récemment la diagnose (GAUDANT, 1993a). Cette espèce était également présente en Europe au Miocène inférieur et moyen (?) : à Leoben (Styrie, Autriche) dans le Karpatien (sommet du Miocène inférieur) (GAUDANT, 1993b) et au Dietrichsberg, près de Vacha (Thuringe, Allemagne), dans le Miocène inférieur ou moyen (?), où nous l'avons décrite comme *Palaeoleuciscus* cf. *etilius* (Rückert-Ülkümen), afin de tenir compte de légères différences dans les caractères méristiques, différences qui sont cependant insuffisantes pour justifier la création d'une espèce distincte (GAUDANT, 1994).

FIG. 6. — Dents isolées de Cyprinidae et de Characidae obtenues par lavage-tamisage.

FIG. 6. — Isolated teeth of Cyprinid and Characid fishes sorted by washing and screening.

Palaeocarassius obesus nov. sp.

A, Dent pharyngienne antérieure (notée *5* par RUTTE, 1962). **B**, Dent pharyngienne antérieure (notée *5*). **C**, Seconde dent pharyngienne antérieure (notée *4*). **D**, Dent pharyngienne médiane (notée *3*), provenant d'un os pharyngien droit. **E**, Avant-dernière dent pharyngienne (notée *2*), provenant d'un os pharyngien gauche. **F**, Dent pharyngienne postérieure (notée *1*), provenant d'un os pharyngien gauche. Numéro de catalogue M.N.H.N.P.-Sa 15652A-F.

***A**, Anterior pharyngeal tooth (noted 5 by* RUTTE, 1962). ***B**, Anterior pharyngeal tooth (noted 5). **C**, Second anterior pharyngeal tooth (noted 4). **D**, Median pharyngeal tooth (noted 3) from a right pharyngeal bone. **E**, Penultimate pharyngeal tooth (noted 2) from a left pharyngeal bone. **F**, Posterior pharyngeal tooth (noted 1) from a left pharyngeal bone. Catalogue numbers M.N.H.N.P.-Sa 15652A-F.*

Barbus sp.

G, Dent pharyngienne isolée provenant d'un os pharyngien gauche ; numéro de catalogue M.N.H.N.P. - Sa 15658.

***G**, Isolated pharyngeal tooth from a left pharyngeal bone; catalogue number M.N.H.N.P. - Sa 15658.*

Palaeoleuciscus sp.

H-J, Dent pharyngienne isolée provenant d'un os pharyngien droit. H : face postérieure ; I : vue supérieure ; J : face antérieure. **K-M**, Dent pharyngienne isolée provenant d'un os pharyngien gauche. K : face antérieure ; L : vue supérieure ; M : face postérieure. Numéros de catalogue M.N.H.N.P.-Sa 15656A-B.

***H-J**, Isolated pharyngeal tooth from a right pharyngeal bone. H : posterior view ; I : upper view ; J : anterior view. **K-M**, Isolated pharyngeal tooth from a left pharyngeal bone. K : posterior view ; L : upper view ; M : upper view. Catalogue numbers M.N.H.N.P.-Sa 15656A-B.*

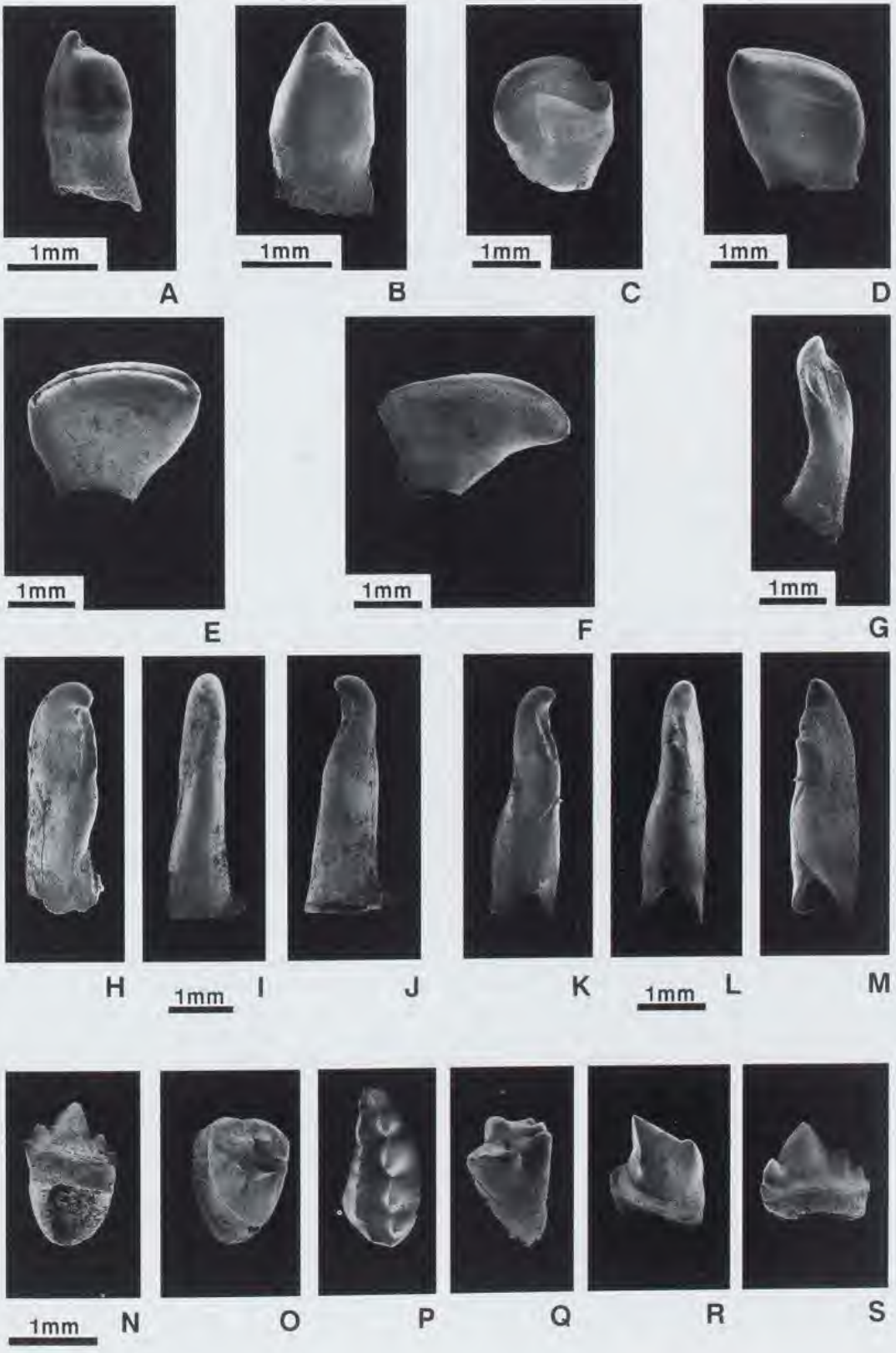
Alestes ? sp.

N, Dent externe antérieure du prémaxillaire. **O**, Dent interne antérieure du prémaxillaire. **P**, Dent postérieure du prémaxillaire. **Q**, Dent antérieure externe du dentaire. **R**, Dent parasymphysaire interne du dentaire. **S**, Dent postérieure du dentaire (?). Numéro de catalogue M.N.H.N.P.-Sa 15653A-F.

***N**, Antero-external tooth from the premaxillary. **O**, Antero-internal tooth from the premaxillary. **P**, Posterior tooth from the premaxillary. **Q**, Antero-external tooth from the dentary. **R**, Internal parasymphysal tooth from the dentary. **S**, Posterior tooth from the dentary (?). Catalogue numbers M.N.H.N.P.-Sa 15653A-F.*

[Electrophotographies S. LAROCHE]

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

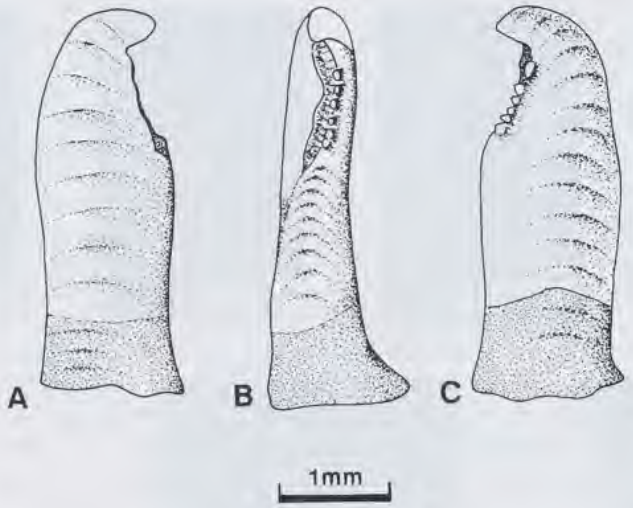


FIG. 7. — *Palaeoleuciscus* sp. Dent pharyngienne isolée provenant d'un os pharyngien droit, obtenue par lavage-tamisage ; numéro de catalogue M.N.H.N.P.-Sa 15656A. **A** : Face postérieure ; **B** : Vue supérieure ; **C** : Face antérieure.

*FIG. 7. — Palaeoleuciscus sp. Isolated pharyngeal tooth from a right pharyngeal bone, sorted by washing and screening; catalogue number M.N.H.N.P.-Sa 15656A. **A** : Posterior view ; **B** : Upper view ; **C** : Anterior view.*

Ce rapprochement est confirmé par la morphologie des dents pharyngiennes observées, soit isolées, soit en place sur un fragment d'os pharyngien. Ces dents présentent en effet une grande ressemblance avec les dents de *Palaeoleuciscus chartaceus* (Laube, 1905) [=*Leuciscus (P.) socoloviensis* Obrhelová, 1969] du Miocène inférieur (Ottnangien) de Bohême (observations personnelles). Du type « en crochet » (« Hakenzahn » de RUTTE, 1962), elles sont caractérisées par la possession d'une area masticatrice relativement longue et étroite, délimitée par deux arêtes inégalement développées (Fig. 6 H-M). Sur l'une de ces dents, provenant d'un os pharyngien droit (Fig. 7 ; Fig. 6 H-J), l'area masticatrice, inclinée seulement d'environ 15° par rapport à l'axe longitudinal de la couronne, est limitée vers l'avant par une crête principale constituée par un alignement de petits tubercules arrondis. La seconde dent (Fig. 6 K-M), issue d'un os pharyngien gauche, possède en revanche une area masticatrice relativement courte, inclinée d'environ 30° par rapport à l'axe longitudinal de la couronne, et en avant de laquelle la crête principale est constituée par une simple arête.

Un os pharyngien fragmentaire inventorié M.N.H.N.P.-Sa 15657, dont seule subsiste la branche inférieure (Fig. 8), peut être également rapporté au genre *Palaeoleuciscus* Obrhelová. Il porte deux rangées de dents. La rangée principale était constituée de cinq dents dont seules subsistent les trois dents antérieures (la première, de forme générale conique, est suivie de deux dents « en crochet » pourvues d'une area masticatrice allongée), ainsi que la base des deux dents postérieures. La rangée latérale se réduit à une seule petite dent. La formule dentaire pharyngienne devait donc s'écrire 1. 5 — 5. 1, dans le système proposé par RUTTE (1962). Cette formule diffère légèrement de celle proposée par OBRHELOVÁ (1971) pour « *Leuciscus (Palaeoleuciscus) socoloviensis* » Obrhelová [=*Palaeoleuciscus chartaceus* (Laube)], que l'on peut écrire 2. 4/5 — 5/4. 2.

Source : MNHN, Paris

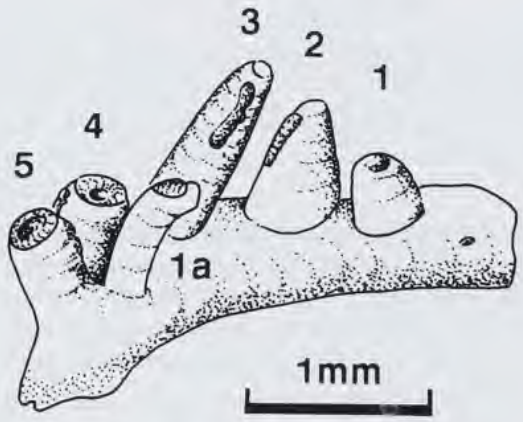


FIG. 8. — *Palaeoleuciscus* sp. Fragment d'os pharyngien droit montrant la disposition des dents pharyngiennes, numéro de catalogue M.N.H.N.P.-Sa 15657.

FIG. 8. — Palaeoleuciscus *sp. Fragment of a right pharyngeal bone exhibiting the arrangement of the pharyngeal teeth, catalogue number M.N.H.N.P.-Sa 15657.*

Genre ***BARBUS*** Cuvier, 1817

Barbus sp.

Fig. 6 G ; Fig. 9

Une unique dent pharyngienne isolée inventoriée M.N.H.N.P.-Sa 15658 (Fig. 9) paraît avoir appartenu au genre *Barbus* Cuvier. Il s'agit d'une dent du type « en crochet » provenant de la rangée principale d'un os pharyngien gauche. Cette dent est caractérisée par la possession d'une area masticatrice relativement large et faiblement déprimée, limitée vers l'avant et vers l'arrière par des crêtes peu marquées. Un léger sillon longitudinal est visible en son milieu.

FIG. 9. — *Barbus* sp. Dent pharyngienne isolée provenant d'un os pharyngien gauche, obtenue par lavage-tamisage ; numéro de catalogue M.N.H.N.P.-Sa 15658.

FIG. 9. — Barbus *sp. Isolated pharyngeal tooth from a left pharyngeal bone, sorted by washing and screening; catalogue number M.N.H.N.P.-Sa 15658.*

Source : MNHN, Paris

Famille CHARACIDAE

Genre *ALESTES* Müller & Troschel, 1844 ?

Alestes ? sp.

Fig. 6 N-S

Nous rapportons au genre *Alestes* Müller & Troschel une vingtaine de dents isolées recueillies par lavage-tamisage dans un horizon qui a livré également une dent pharyngienne de *Palaeocarassius* et de nombreuses coquilles de limaces que M. J.-C. Fischer (communication orale) rapporte à l'espèce *Sansania larteti* Dupuy, 1850. Plusieurs types dentaires que l'on peut tenter d'interpréter comme suit ont pu être distingués dans ce matériel qui est conservé sous le numéro de catalogue M.N.H.N.P.-Sa 15653 :

— des dents supérieures constituant la rangée dentaire externe portée par la partie antérieure du prémaxillaire (Fig. 6 N). Ces dents symphysaires externes ont leur extrémité distale constituée par une cuspide axiale triangulaire très développée dont les arêtes latérales sont tranchantes. Latéralement prennent place, de chaque côté, deux cuspides de taille beaucoup plus réduite. Du côté lingual, la base des cuspides est assez fortement évidée, ce qui fait paraître la base dentaire assez fortement proéminente.

— des dents supérieures constituant la rangée dentaire interne portée par la partie antérieure du prémaxillaire (Fig. 6 O). Ces dents symphysaires internes, qui sont caractérisées par leur base de contour général triangulaire, portent du côté lingual, un fort tubercule principal dont la face antérieure est subverticale alors que sa face postérieure est assez inclinée. Ce tubercule est encadré de part et d'autre par deux tubercules de taille réduite, le plus antérieur étant extrêmement petit. Du côté labial prennent place deux ou quatre tubercules alignés.

— une dent allongée dont la largeur diminue progressivement vers l'arrière et qui est caractérisée par la présence, du côté lingual, d'une arête formée par l'alignement de cinq fort tubercules (Fig. 6 P). L'axe longitudinal de cette dent est occupé par une dépression allongée qui est délimitée du côté labial par une crête basse formée par l'alignement de sept petits tubercules. Cette dent provient de la partie postérieure de la rangée interne du prémaxillaire.

— des dents à couronne relativement courte et massive dont la face labiale forme une paroi convexe très oblique, terminée distalement par une crête incurvée comportant un fort tubercule saillant encadré de chaque côté par un ou deux tubercules (Fig. 6 Q). La couronne paraît, au contraire, évidée du côté lingual. Ces dents constituent la rangée dentaire externe portée par la région symphysaire du dentaire.

— une dent dont la couronne se prolonge du côté labial par un fort tubercule conique dont la face linguale est légèrement évidée. Du côté lingual s'observent en outre deux petits tubercules coniques (Fig. 6 R). Il s'agit ici indubitablement d'une dent parasymphysaire de la rangée interne portée par le dentaire.

— des dents à couronne relativement aplatie, portant distalement, du côté lingual, une rangée de tubercules de taille inégale (Fig. 6 S). Le tubercule axial, très développé, de forme triangulaire, est caractérisé par le développement de deux arêtes tranchantes antérieure et postérieure. Latéralement, deux ou trois tubercules beaucoup plus petits prennent place en avant et en arrière du tubercule axial. Du côté labial, la couronne est évidée, ce qui fait paraître la base dentaire relativement saillante. Ces dents pourraient avoir occupé une position latérale dans la rangée externe de dents portées par le dentaire.

Statut taxonomique. — Comme nous l'avons indiqué récemment (Gaudant, 1996), la morphologie des dents isolées de Characidae découvertes à Sansan s'apparente beaucoup à celle des dents des espèces actuelles du genre *Alestes* Müller & Troschel, telles qu'elles ont été figurées par Monod (1950) et Roberts (1967). La dent que nous interprétons comme une dent symphysaire externe du prémaxillaire diffère toutefois des dents homologues observées chez plusieurs espèces actuelles d'*Alestes* par la forme

Source : MNHN, Paris

plus comprimée de sa couronne. Une ressemblance marquée unit au contraire les dents symphysaires de la rangée interne du prémaxillaire et les dents homologues d'*Alestes*. Il en est de même en ce qui concerne les dents portées par la partie postérieure du prémaxillaire. On notera encore que les dents antérieures constituant la rangée externe du dentaire sont assez semblables aux dents homologues des espèces actuelles d'*Alestes*. Il en va différemment pour les dents parasymphysaires internes portées par le dentaire car, au lieu d'être simplement conique, celle que nous avons observée possède deux petits tubercules supplémentaires du côté lingual.

Ainsi, en l'absence de tout reste ostéologique susceptible de confirmer ou d'infirmer cette opinion, et faute d'avoir observé des différences importantes dans la morphologie dentaire, il nous semble qu'au moins certaines des dents de Characidae découvertes à Sansan témoignent de l'existence dans ce gisement d'un genre étroitement apparenté au genre actuel *Alestes* Müller & Troschel, sans qu'il soit cependant possible d'affirmer avec certitude qu'elles aient appartenu à un authentique représentant de ce genre. C'est pourquoi nous les désignons ici comme *Alestes* ? sp.

Il est à noter que la découverte de dents de Characidae dans le Miocène moyen de Sansan n'est pas exceptionnelle pour le Cénozoïque européen. En effet, des dents appartenant à un Characidae primitif sont connues depuis une vingtaine d'années dans l'Eocène inférieur du Bassin Parisien et des environs de Montpellier (Hérault) (Cappetta *et al.*, 1972). Tout récemment, de la Peña Zarzuelo (1996) en a également signalé dans l'Eocène inférieur de Catalogne. Si l'on excepte une unique dent découverte dans le Miocène terminal du Portugal (Antunes *et al.*, 1995), c'est toutefois la première fois que la présence de Characidae est observée dans le Néogène de notre continent.

Famille CHANNIDAE

Genre ***CHANNA*** Scopoli, 1777

Channa sp.

Fig. 10-12 ; Fig. 13 A-C

Nous rapportons au genre *Channa* Scopoli un squelette en connexion privé de région caudale qui porte le numéro de catalogue M.N.H.N.P.-Sa 15650. La longueur conservée égale environ 275 mm, la longueur standard pouvant être estimée à environ 390 mm. La longueur de la tête mesure environ 95 mm, tandis que la hauteur maximale du corps ne paraît pas avoir excédé 60 mm.

La tête. — L'anatomie céphalique demeure très incomplètement connue en raison de l'état de conservation assez médiocre du fossile et du fait que sa tête est écrasée ventro-dorsalement, si bien que le seul constituant observable du toit crânien est le frontal (Fr). On reconnaît le parasphénoïde (Psph) et le vomer, en avant duquel sont conservés les restes de la mâchoire supérieure. Postérieurement, le parasphénoïde s'articule avec le basioccipital (Bocc) qui est visible par sa face ventrale (Fig. 10). On y observe du côté gauche la présence d'une apophyse latérale modérément développée. Or nous avons constaté que cette apophyse est pratiquement inexistante sur l'espèce africaine *Parachanna obscura* (Günther). Faute de pouvoir observer sur ce fossile la morphologie de l'organe suprabranchial, utilisée comme critère de distinction entre les genres *Channa* Scopoli et *Parachanna* Teugels & Daget, la morphologie du basioccipital du Channidae fossile de Sansan nous paraît donc suggérer des affinités avec le genre *Channa* Scopoli.

Le prémaxillaire (Pmx) (Fig. 11 ; Fig. 13 A) possède un processus ascendant modérément développé car sa longueur n'égale pas la moitié de celle du processus oral. Celui-ci, relativement large dans sa partie antérieure, porte de nombreux alvéoles dentaires dans lesquels s'inséraient principalement des dents villiformes. Quelques dents coniques arquées de plus grande taille étaient en outre présentes à l'avant du processus oral.

Source : MNHN, Paris

FIG. 10. — *Channa* sp. Face ventrale du basioccipital du spécimen M.N.H.N.P.-Sa 15650.

FIG. 10. — Channa sp. Ventral surface of the basioccipital of specimen M.N.H.N.P.-Sa 15650.

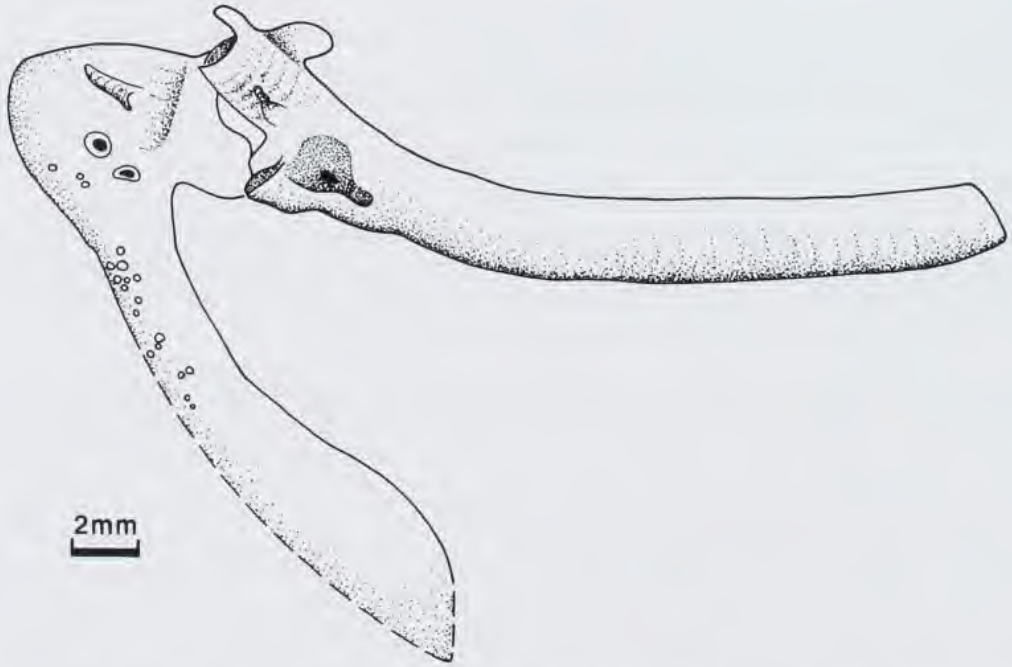


FIG. 11. — *Channa* sp. Maxillaire et prémaxillaire du spécimen M.N.H.N.P.-Sa 15650.

FIG. 11. — Channa sp. Maxillary and premaxillary of specimen M.N.H.N.P.-Sa 15650.

Source : MNHN, Paris

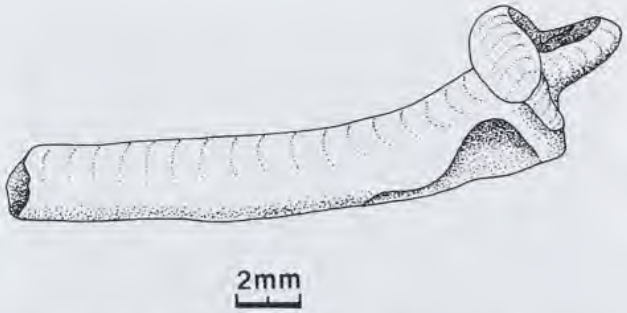


FIG. 12. — *Channa* sp. Maxillaire droit isolé, obtenu par lavage-tamisage, face latérale ; numéro de catalogue M.N.H.N.P.-Sa 15651.
FIG. 12. — Channa sp. Isolated right maxillary, sorted by washing and screening, lateral view; catalogue number M.N.H.N.P.-Sa 15651.

Le maxillaire (Mx) est visible par sa face mésiale (Fig. 12 ; Fig. 13 A). Il a également été recueilli à l'état isolé (Fig. 12 ; Fig. 13 B). C'est un os allongé, de forme arquée, à section subcirculaire. Du côté externe prend place, à l'avant, une sorte de manchon qui assure l'articulation avec le prémaxillaire. L'os se prolonge vers l'avant par un processus subcylindrique proéminent.

De la mandibule, on distingue la majeure partie du dentaire (Dent), visible par sa face mésiale et dont seule la région symphysaire manque. Son bord oral qui s'élève progressivement vers l'arrière était garni de très fortes dents coniques faiblement arquées. On reconnaît également l'angulo-articulaire (Ang) dont la cavité glénoïde abrite encore le processus articulaire du carré (Q). Celui-ci est partiellement recouvert par le cératohyal, très robuste, dont on peut distinguer à l'arrière la cavité articulaire destinée à recevoir l'extrémité distale de l'interhyal. Une suture en zigzags très accentués prend place entre le cératohyal proximal et le cératohyal distal. Quatre rayons branchiostèges (R. br) sont visibles.

À l'arrière de la tête s'observe encore l'interopercule (Iop), subtriangulaire, d'assez grande taille, en arrière duquel on reconnaît l'opercule, dont la face interne est partiellement visible.

Deux os pharyngiens isolés inventoriés M.N.H.N.P.-Sa 15659, dont l'un pratiquement complet, ont été obtenus par lavage-tamisage. Ils portent une série de dents qui, plus ou moins coniques à l'origine, tendent à devenir subcylindriques sous l'effet de l'usure. Les dents latéro-externes se distinguent des précédentes par leur couronne plus ou moins fortement comprimée.

LE CORPS. — L'unique squelette connu est incomplet car privé de sa région caudale. C'est pourquoi on y dénombre seulement 35 vertèbres. Les centra, massifs, ont un diamètre supérieur à leur longueur. Ils sont ornés latéralement de profondes fossettes ovales délimitées par des crêtes longitudinales. Les neurapophyses portées par les centra abdominaux sont un peu plus courtes que celles des vertèbres postabdominales.

La nageoire dorsale débute un peu en arrière de la tête. Elle est constituée de rayons grêles dont le nombre demeure inconnu. Son endosquelette est constitué de ptérygiophores formés par la fusion des axonostes proximaux avec les axonostes distaux.

La nageoire anale est incomplète car on ne peut en observer que les huit rayons antérieurs dont on distingue l'article basilaire et quelques articles distaux. Son endosquelette est constitué de ptérygiophores identiques à ceux de la nageoire dorsale.

Les nageoires pectorales ne sont qu'imparfaitement conservées. On y dénombre 14 rayons.

De *la ceinture scapulaire*, on distingue nettement le cleithrum (Cl), beaucoup plus massif que celui de l'espèce actuelle *Channa obscura* (Günther, 1861). Il est partiellement recouvert par le supracleithrum (SCl) dont la surface latérale est ornée de fines stries longitudinales. Au-dessus prend place un os que traverse longitudinalement un canal sensoriel et que nous pensons être le post-temporal (PT).

Source : MNHN, Paris

Les nageoires pelviennes, relativement petites, sont insérées un peu en arrière des pectorales, la distance qui les sépare étant approximativement égale à la longueur de cinq centra vertébraux.

Les écailles, de grande taille, sont principalement observables au-dessus de l'origine de la nageoire anale. Leur surface porte une série de circuli concentriques qui dessinent un ovale autour du nucleus, notamment en arrière de celui-ci. Leur densité y est d'environ dix au millimètre. En avant du nucleus, les circuli tendent à devenir plus ou moins longitudinaux. En outre, des radii disposés en éventail sont présents sur le champ antérieur.

STATUT TAXONOMIQUE. — En dépit d'un état de conservation médiocre et d'un mode de fossilisation qui rend difficile l'interprétation anatomique de la région céphalique en raison de son écrasement ventro-dorsal, l'appartenance de ce fossile à la famille des Channidae ne fait aucun doute, comme l'indiquent l'anatomie des mâchoires, la disposition relative des nageoires dorsale, anale, pectorales et pelviennes, ainsi que la constitution de la ceinture scapulaire. Au sein de cette famille, l'appartenance de ce fossile au genre *Channa* Scopoli est suggérée, comme indiqué précédemment, par la morphologie de son basioccipital qui possède des apophyses latérales assez développées.

Il est à noter que la présence de Channidae avait été reconnue précédemment par plusieurs auteurs dans le Cénozoïque européen en se fondant sur des otolithes. Une espèce, *Channa antiqua* Stinton, a été décrite dans l'Eocène supérieur du Sud de l'Angleterre (STINTON, 1978) ; deux autres l'ont été dans le Miocène. Ce sont *Channa rzehaki* (Brzobohatý, 1969), du Miocène inférieur d'Ivančice (Moravie, République tchèque) (BRZOBOHATÝ, 1969 ; NOLF, 1985) et *Channa elliptica* (von Salis, 1967), de la « Molasse d'eau douce supérieure » de Suisse, dont l'âge est compris entre le sommet du Miocène inférieur (Ottnangien) et le Miocène supérieur (Sarmatien) (REICHENBACHER & WEIDMANN, 1992 ; REICHENBACHER, 1993), et d'Unterkirchberg et de Langenau (Wurtemberg, Allemagne) (REICHENBACHER, 1988, 1993).

CONCLUSION

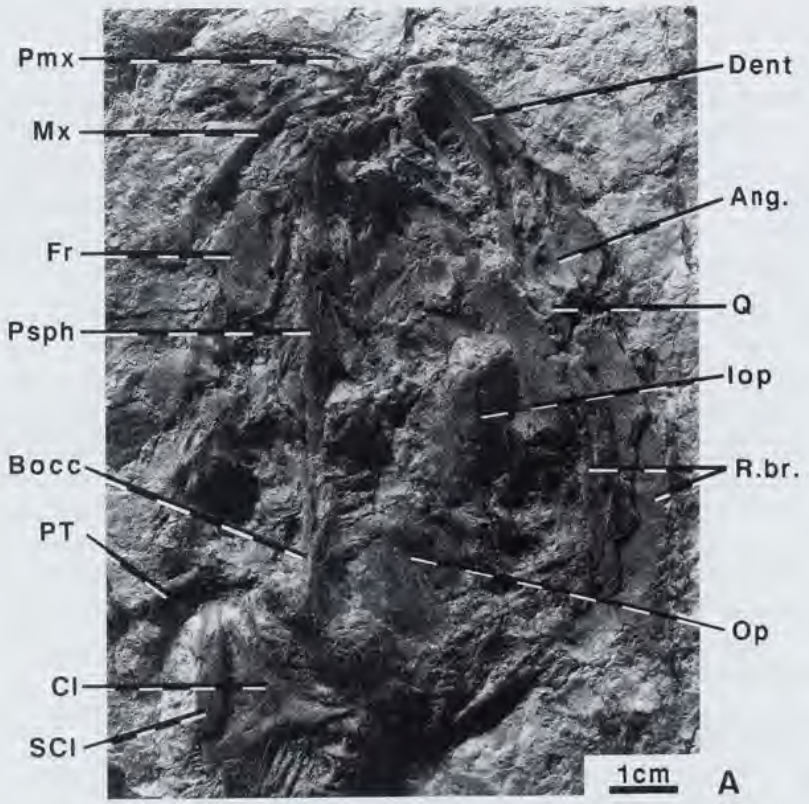
L'étude de l'ichthyofaune du Miocène moyen de Sansan (Gers), constituée de deux squelettes en connexion et de plusieurs centaines de dents isolées (dents pharyngiennes de Cyprinidae principalement) a permis de mettre en évidence dans ce gisement une association dont la composition ne manque pas de surprendre. En effet, contrairement aux autres ichthyofaunes dulçaquicoles du Miocène moyen européen, et plus particulièrement à celle d'Öhningen (Allemagne), qui paraît être la plus représentative et dont nous avons proposé une liste faunique révisée (GAUDANT, 1980), celle de Sansan présente un caractère composite qui résulte de l'association d'éléments eurasiatiques dominants (Cyprinidae représentés par trois genres distincts) et de composants exotiques qui jouent un rôle mineur : Characidae et Channidae. Les premiers d'entre eux (*Alestes* ? sp.) paraissent être des immigrants d'origine africaine. La signification paléobiogéographique des seconds paraît plus obscure, bien que nous les rapportions au genre *Channa* Scopoli qui est actuellement largement répandu en Asie du Sud-Est, du Nord de la Chine

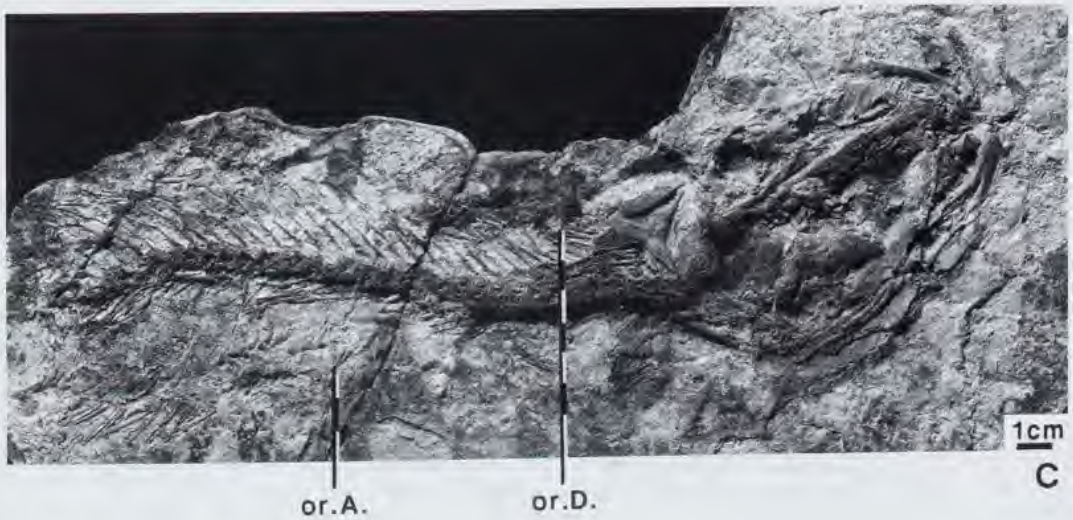
---

FIG. 13. — *Channa* sp. **A**, Tête du spécimen M.N.H.N.P.-Sa 15650 (collection H. FILHOL). **B**, Maxillaire droit isolé obtenu par lavage-tamisage. Spécimen M.N.H.N.P.-Sa 15651. Face latérale. **C**, Vue générale du même spécimen. [Clichés D. SERRETTE] Ang : angulo-articulaire ; Bocc : basioccipital ; Cl : cleithrum ; Dent : dentaire ; Fr : frontal ; Iop : interopercule ; Mx : maxillaire ; Op : opercule ; Pmx : prémaxillaire ; Psph : parasphénoïde ; PT : posttemporal ; Q : carré ; R. br : rayons branchiostèges ; SCl : supracleithrum.

FIG. 13. — Channa sp. A. Head of specimen M.N.H.N.P.-Sa 15650 (H. FILHOL's collection). B. Isolated right maxillary sorted by washing and screening. Specimen M.N.H.N.P.-Sa 15651. Lateral view. C. General view of the same specimen. Ang : angulo-articular ; Bocc : basioccipital ; Cl : cleithrum ; Dent : dentary ; Fr : frontal ; Iop : interoperculum ; Mx : maxillary ; Op : operculum ; Pmx : premaxillary ; Psph : parasphenoid ; PT : posttemporal ; Q : quadratum ; R. br : branchiostegal rays ; SCl : supracleithrum.

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

(bassin de l'Amour) à l'ensemble de la péninsule indienne, ainsi qu'en Indonésie et aux Philippines. Toutefois, sa présence a été signalée par SYTCHEVSKAYA (1989) dans le Miocène inférieur et moyen de la dépression de Zaïssan (Kazakhstan oriental), ce qui prouve que son aire de répartition a été, à cette époque, plus vaste qu'aujourd'hui. Il faut donc désormais admettre qu'elle incluait également l'Europe. Cette observation est d'autant plus intéressante que le même auteur a également identifié le genre *Palaeocarassius* Obrhelová — également présent à Sansan — dans le Miocène inférieur du même bassin.

Elle est de plus corroborée par la découverte récente d'un squelette de Channidae dans le Miocène inférieur d'Illerkirchberg (Wurtemberg, Allemagne), un gisement duquel ont également été extraits des squelettes de *Palaeocarassius priscus* (von Meyer) (GAUDANT & REICHENBACHER, 1998).

Compte tenu de la composition globale de l'ichthyofaune découverte à Sansan, son caractère dulcaquicole ne fait évidemment aucun doute. On peut préciser en outre que deux des genres identifiés à Sansan, dont l'un (*Palaeocarassius* Obrhelová) est représenté par 77 % du nombre de dents de poissons obtenues par lavage-tamisage, étaient susceptibles de vivre dans des eaux très peu oxygénées. C'est actuellement le cas de tous les Channidae, qui possèdent un organe respiratoire accessoire et sont ainsi capables d'utiliser l'oxygène atmosphérique. On sait en outre que les représentants de l'espèce européenne actuelle *Carassius carassius* (L.) sont connus pour tolérer des teneurs très faibles en oxygène dissous. On peut raisonnablement supposer qu'il devait en être de même pour les représentants du genre *Palaeocarassius* Obrhelová qui était étroitement apparenté au genre actuel *Carassius* Nilsson. Or, puisque les deux squelettes en connexion décrits dans cet article proviennent d'un même horizon fossilifère qui n'a livré aucun autre reste de poissons, on peut en déduire que cet horizon marno-calcaire a dû se déposer dans des eaux présentant une faible teneur en oxygène dissous.

D'un point de vue paléoclimatologique, la présence conjointe à Sansan d'un Characidae d'origine africaine qui présente des affinités étroites avec les espèces du genre africain actuel *Alestes* Müller & Troschel, lequel est actuellement inconnu au Nord du Sahara, et d'un Channidae, c'est-à-dire d'un représentant d'une famille dont les espèces actuelles vivent principalement dans des régions soumises à des climats de type tropical, évoque à première vue l'existence de températures plus élevées que celles indiquées par les Cyprinidae qui paraissent avoir été étroitement apparentés à certains représentants actuels de cette famille.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANTUNES, M.T., BALBINO, A. & GAUDANT, J., 1995. — Découverte du plus récent poisson characiforme européen dans le Miocène terminal du Portugal. *Comunicações Instituto Geológico e Mineiro*, Lisboa, **81** : 79-84.

BRZOBOHATÝ, R., 1969. — Die Fischfauna des südmärischen Untermiozäns. *Folia Facultatis scientiarum naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis*, Brno, **10** (1), Geol. 17 : 1-49.

CAPPETTA, H., RUSSELL, D.E. & BRAILLON, J., 1972. — Sur la découverte de Characidae dans l'Eocène inférieur français (Pisces, Cypriniformes). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, (3), n° **51**, Sciences de la Terre **9** : 37-52.

ČTYROKÝ, P. & FEJFAR, O., 1962. — Zpráva o nálezu brichonožců a obratlovců v mydlovarském souvrství. *Věstník ústředního ústavu geologického*, Praha, **37** : 353-357.

FILHOL, H., 1891. — Étude des Mammifères fossiles de Sansan. *Annales des Sciences géologiques*, Paris, **21**, 319 p.

GAUDANT, J., 1980. — Mise au point sur l'ichthyofaune miocène d'Öhningen (Baden, Allemagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, **291** (D) : 1033-1036, Paris.

GAUDANT, J., 1993a. — Révision des Cyprinidae (poissons téléostéens) miocènes de Pochlovice (Bohême) et conséquences taxonomiques. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, Stuttgart, **187** (3) : 289-298.

GAUDANT, J., 1993b. — Nouvelles recherches sur l'ichthyofaune lacustre des lignites miocènes de Leoben (Styrie). *Sitzungsberichte der Österreichische Akademie der Wissenschaften*, Wien, math.-nat. Kl., Abt. I, **200** : 163-177.

GAUDANT, J., 1994. — Sur la présence du genre *Palaeoleuciscus* Obrhelová (poissons téléostéens, Cyprinidae) dans le Miocène inférieur ou moyen (?) du Dietrichsberg, près de Vacha (Thuringe). *Paläontologische Zeitschrift*, Stuttgart, **68** : 223-243.

GAUDANT, J., 1996. — Signification paléobiogéographique de la découverte de dents de Characiformes (poissons téléostéens) dans le Miocène moyen de Sansan (Gers). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, **322** (IIa) : 799-803.

Source : MNHN, Paris

GAUDANT, J. & REICHENBACHER, B., 1998. — Première découverte d'un squelette de Channidae (Poisson téléostéen) dans le Miocène inférieur d'Illerkirchberg, près d'Ulm (Wurtemberg, Allemagne). *Paläontologische Zeitschrift*, Stuttgart, **72** : 383-388.

LADIGES, W. & VOGT, D., 1965. — *Die Süsswasserfische Europas*. 250 p., Paul Parey, Hamburg, Berlin.

MEIN, P., 1977. — Résultats du groupe de travail des Vertébrés : biozonation du Néogène méditerranéen à partir des Mammifères. *In* : J. SENES (Ed.), *Report on activity of the regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy working groups* (1971-1975), Bratislava : 78-81, 2 tabl.

MONOD, Th., 1950. — Notes d'ichtyologie ouest africaine. 1. Dents incluses chez les Characidés du Niger. *Bulletin de l'Institut français d'Afrique noire*, Dakar, **12** : 1-19.

NOLF, D., 1985. — Otolithi Piscium. *In* : H.-P. SCHULTZE (Ed.). — *Handbook of Paleoichthyology*, **10**, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 145 p.

OBRHELOVÁ, N., 1970. — Fische aus dem Süsswassertertiär im Süden von Cěchy. *Geologie*, Berlin, **19** : 967-1001.

PEÑA ZARZUELO, A. DE LA, 1996. — Characid teeth from the Lower Eocene of the Ager basin (Lérida, Spain) : Paleobiogeographical comments. *Copeia*, Lawrence, **1996** (3) : 746-750.

REICHENBACHER, B., 1988. — Die Fischfauna der Kirchberger Schichten (Unter-Miozän) an der Typuslokalität Illerkirchberg bei Ulm. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, Stuttgart, (B), **139**, 53 p., Stuttgart.

REICHENBACHER, B., 1993. — Mikrofaunen, Paläogeographie und Biostratigraphie der miozänen Brack- und Süsswassermolasse in der westlichen Paratethys unter besonderer Berücksichtigung der Fisch-Otolithen. *Senckenbergiana lethaea*, Frankfurt a. M., **73** : 277-374.

REICHENBACHER, B. & WEIDMANN, M., 1992. — Fisch-Otolithen aus der oligo-miozänen Molasse der West-Schweiz und der Haute-Savoie (Frankreich). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, Stuttgart, (B), **184**, 83 p.

ROBERTS, T.S., 1967. — Tooth formation and replacement in Characoid fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin*, Stanford, **8** : 231-247.

RUTTE, E., 1962. — Schlundzähne von Süsswasserfischen. *Palaeontographica*, Stuttgart, (A), **120** : 165-212.

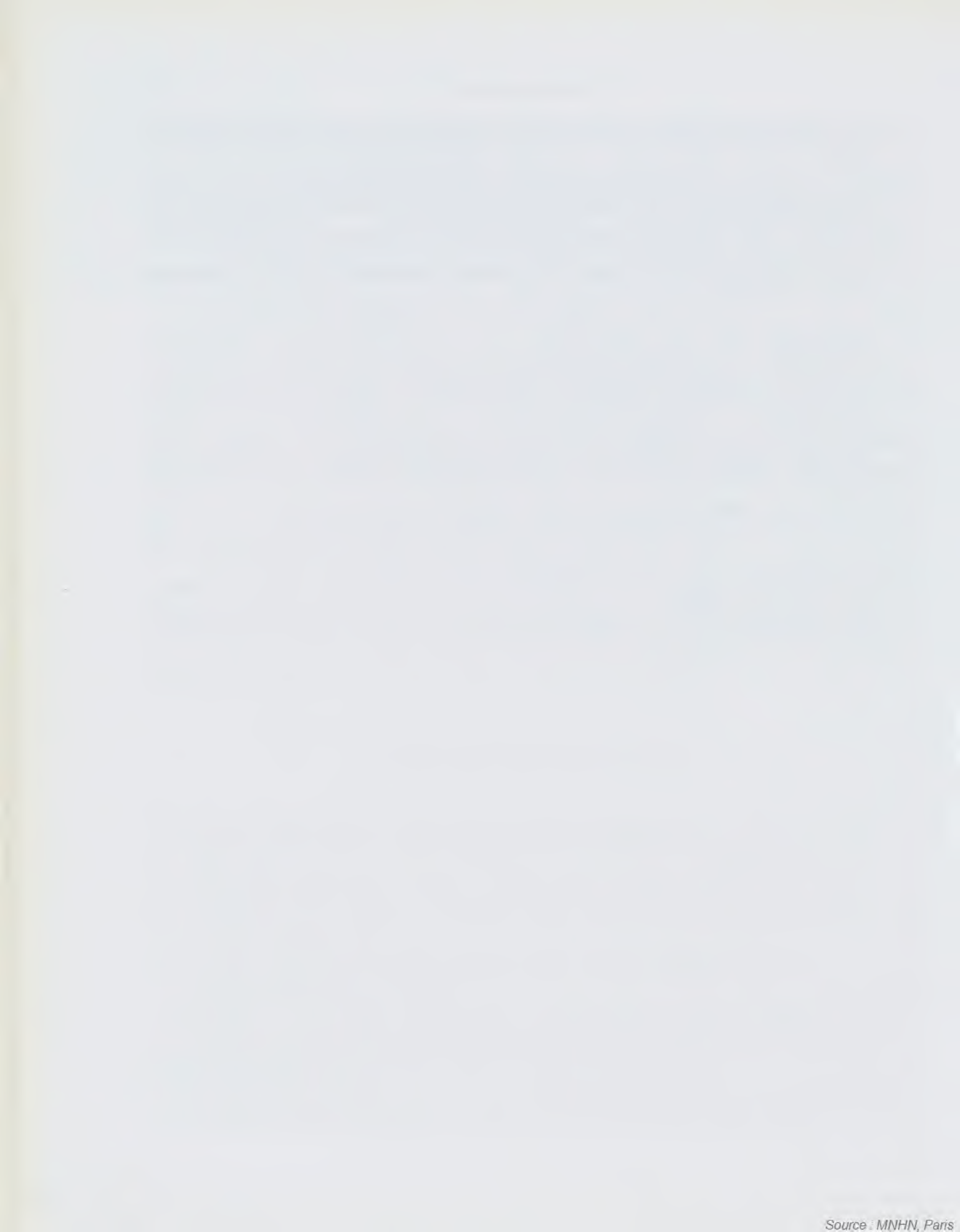
SPILLMANN, C. J., 1961. — Poissons d'eau douce. *In* : *Faune de France*, **65**, Ed. Paul Lechevalier, Paris, 303 p.

STINTON, F. C., 1978. — Fish otoliths from the English Eocene. Part 3. *Palaeontographical Society Monographs*, London, **132**, n° 555 : 127-189.

SYTCHEVSKAYA, E.K., 1989. — Neogene freshwater fish fauna of Mongolia. *Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition, Transactions*, Moskva, **39**, 144 p.

WEITZEL, K., 1933. — Fische aus der Kieselgur von Beuern (Kreis Giessen) und deren Alter. *Notizblatt des Vereins für Erdkunde und der hessischen geologischen Landesanstalt zu Darmstadt*, (5), **14** : 98-100.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

10

Les Amphibiens du Miocène moyen de Sansan

Jean-Claude RAGE [1] *& Saïda HOSSINI* [2]

[1] Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de paléontologie, UMR 8569 du CNRS
8, rue Buffon, F-75005 Paris

[2] Université Moulay-Ismail, Faculté des Sciences, Département de Géologie
BP 4010, Beni M'Hamed, Maroc

RÉSUMÉ

Les amphibiens de Sansan (MN 6, Astaracien, Miocène moyen) représentent la plus riche et la plus diversifiée des faunes décrites dans le Cénozoïque. Elle inclut 12 à 14 espèces (1 d'Albanerpetontidae, 5 d'urodèles, 6 à 8 d'anoures). Pour la plupart, les espèces décrites au XIX[e] siècle à Sansan sont des *nomina dubia* ; seules deux d'entre elles sont considérées comme valides, *Salamandra sansaniensis* et *Rana gigantea*, cette dernière étant attribuée au genre *Latonia* (Discoglossidae). L'espèce-type du genre *Latonia* étant encore mal connue, *L. gigantea* est considérée comme une espèce valide et est réellement décrite pour la première fois. Dans l'ensemble, les espèces de Sansan n'apportent pas de renseignements stratigraphiques précis, mais la faune s'accorde bien avec un âge miocène moyen. Certaines formes pourraient appartenir à des espèces actuelles ou sont, au moins, étroitement apparentées à ces dernières (*Triturus* cf. *T. marmoratus*, *Triturus* aff. *T. helveticus*, *Pelobates* sp., *Rana* du synklepton *R. esculenta*). Les Bufonidae (anoures), assez fréquents dans les niveaux miocènes antérieurs et postérieurs à Sansan, manquent dans le gisement. Il en va de même pour les Proteidae (urodèles) connus depuis le Miocène inférieur, mais, les fossiles de cette famille étant rares, cette absence n'est pas surprenante comme celle des Bufonidae. Plusieurs amphibiens du gisement étaient très aquatiques ; les autres, plus terrestres, vivaient cependant en milieu humide, ce qui s'accorde avec la présence d'une étendue d'eau.

ABSTRACT

Amphibians from the middle Miocene of Sansan.

The amphibian fauna from the middle Miocene of Sansan is the richest and most diverse one among those that have been described in the Cainozoic. Sansan, in Southwestern France, corresponds to the early Astaracian European Mammal age (MN 6 Neogene Mammal Unit) which is correlated with the early Serravallian marine stage and is approximately coeval with the early Barstovian North American Mammal age. The locality has produced between 12 and 14 species, which represent 7 families (1 family of Lissamphibia *incertae sedis*, 1 family of salamanders and 5 anuran ones). Among the species formerly named from Sansan, only two are considered valid : *Salamandra sansaniensis* and *Rana gigantea*, the latter being transferred to the genus *Latonia* (Discoglossidae). The other ones are considered *nomina dubia* (*Rana sansaniensis*, *R. laevis*, *R. rugosa*, *R. pygmaea*, *Triton sansaniense*, *T. lacasianum*, *Salamandra goussardiana*). The fauna includes the following taxa : *Albanerpeton inexpectatum*

RAGE, J.-C. & HOSSINI, S., 2000. — Les Amphibiens du Miocène moyen de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 177-217. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

(Albanerpetontidae), *Salamandra sansaniensis*, *Chioglossa meini*, *Chelotriton paradoxus*, *Triturus* cf. *T. marmoratus*, *Triturus* aff. *T. helveticus* (Salamandridae), *Latonia gigantea*, ? *Discoglossus* sp. or non-adult *Latonia* (Discoglossidae), *Palaeobatrachus* sp. (Palaeobatrachidae), *Pelobates* sp. (Pelobatidae), *Pelodytes* sp. (Pelodytidae), synklepton *Rana esculenta* (1 or 2 species), cf. synklepton *Rana esculenta* (1 species) (Ranidae). *Latonia gigantea* is really described for the first time. This species could be a synonym of *L. seyfriedi*, the type-species, from the middle Miocene of Germany. But the latter species being still poorly known, *L. gigantea* is considered valid pending the preparation of the type specimen of *L. seyfriedi* (if such a preparation is possible). *L. gigantea* is mainly characterized by the peculiar pit and ridge sculpture of its frontoparietal and maxillae (it is not established whether sculpture is present in *L. seyfriedi*). The amphibians from Sansan do not provide precise stratigraphic information, but the composition of the fauna is consistent with a middle Miocene age. Several forms could either belong to extant species or be species closely related to the latter (*Triturus* cf. *T. marmoratus*, *Triturus* aff. *T. helveticus*, *Pelobates* sp., *Rana* belonging to the synklepton *R. esculenta*). Bufonid anurans are lacking at this locality. They are known from older and younger Miocene localities in France and Europe ; their absence is somewhat surprising because they are ecologically tolerant. The absence of proteid salamanders, known since the early Miocene, was less unexpected, because fossil proteids are rare. Several taxa were markedly aquatic (*Latonia gigantea*, *Palaeobatrachus*, *Rana* belonging to the synklepton *R. esculenta*). Other amphibians from Sansan were less aquatic and were even rather terrestrial ; however, they lived in wet palaeoenvironments, not far from bodies of water. The composition of this fauna is consistent with the presence of a lake or marsh edged by a dry area. The manuscript was handed over to the editor in 1992. It was possible to make a few additions in 1995.

INTRODUCTION

Situé dans le sud-ouest de la France (Gers), Sansan a fourni un ensemble d'amphibiens diversifié. Il ne s'agit probablement pas de la plus riche faune d'amphibiens connue ; par exemple, la Grive-Saint-Alban, autre gisement du Miocène moyen français, semble plus riche ; mais, les travaux concernant les amphibiens du Tertiaire étant très rares, il ne fait apparemment aucun doute que Sansan représente le gisement dont la faune d'amphibiens publiée est la plus importante.

L'âge de Sansan ne prête pas à discussion. Il a toujours été considéré comme Miocène moyen. Placé dans l'Helvétien moyen (Ginsburg, 1972), c'est-à-dire le Serravallien inférieur en stratigraphie marine, Sansan correspond à l'Astaracien inférieur, plus exactement à la zone MN 6, en stratigraphie continentale (Mein, 1976 ; Bruijn *et al.*, 1992). Cet âge doit être approximativement contemporain du Barstovien inférieur de la stratigraphie continentale nord-américaine.

La première mention d'amphibiens à Sansan revient apparemment à Lartet (1839) qui signalait l'existence d'un « infiniment petit Triton » dans le Gers ; il s'agissait sans doute de fossiles de Sansan où les petits tritons sont abondants. Giebel (1847) nomma ensuite ce même fossile *Triton minimus* sans commentaires. Lartet (1851) a, par la suite, donné une liste de noms accompagnés de très brèves descriptions pour les amphibiens de Sansan. Il est probable que, parmi eux, *Triton lacasianum* s'applique au même triton que le nom *T. minimus* de Giebel, Lartet ignorant le travail de ce dernier.

Après Lartet, les amphibiens de Sansan n'ont pas été réétudiés avant un travail de Vergnaud-Grazzini & Hoffstetter (1972) qui portait sur les Palaeobatrachidae (Anoures) du Miocène français et concernait partiellement Sansan. Puis Estes & Hoffstetter (1976), à l'occasion de l'étude des urodèles du Miocène de la Grive, ont brièvement discuté de quelques formes de Sansan. Avec la révision de tous les urodèles fossiles par Estes (1981), qui aborde donc la question des espèces de Sansan, ce sont là tous les travaux publiés sur les amphibiens du gisement.

Dans le présent travail, les déterminations spécifiques sont parfois incertaines, d'où l'utilisation des abréviations « cf. » et « aff. » qui n'ont pas la même signification. « Cf. » s'applique à des fossiles dont les caractères observables correspondent à ceux de l'espèce mais dont la nature ou l'état de conservation ne permet pas d'observer suffisamment de caractéristiques et, donc, d'affirmer la détermination. « Aff. » indique que le fossile correspond globalement à l'espèce, mais qu'il s'en distingue légèrement par quelques particularités dont la signification est inconnue ; il pourrait s'agir de l'espèce en question ou d'une espèce différente mais très proche. Exprimé en d'autres termes, c'est la signification que Sanchíz (1977) avait donnée à ces abréviations.

En ce qui concerne les âges géologiques, chaque fois que cela est possible, les niveaux de référence ou zones sont indiqués : « MP » pour le Paléogène (Schmidt-Kittler, 1987), « MN » pour le Néogène (Mein, 1976 ; Bruijn *et al.*, 1992).

Source : MNHN, Paris

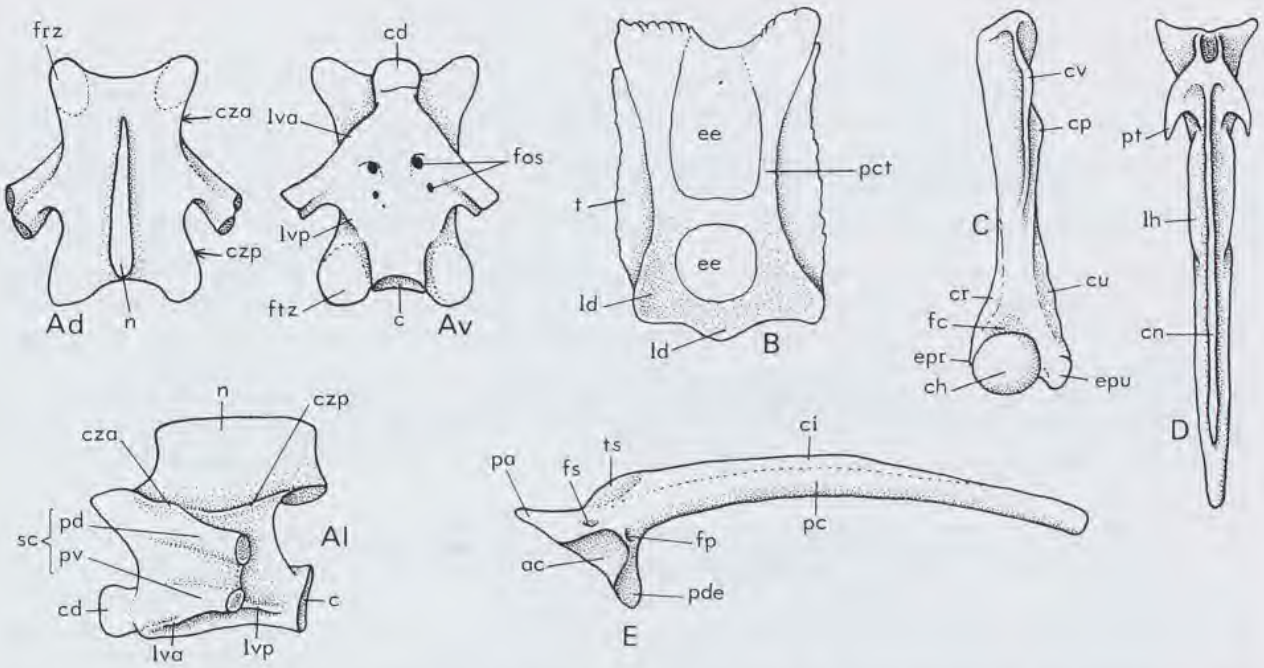


FIG. 1. — Principaux termes anatomiques utilisés. **A** : vertèbre dorsale d'urodèle (Ad : face dorsale, Av : face ventrale, Al : face latérale). **B** : frontopariétal d'anoure (*Latonia*), face ventrale. **C** : humérus droit d'anoure, face ventrale. **D** : urostyle d'anoure, face dorsale. **E** : ilion droit d'anoure, face latérale.
ac : acétabulum, c : cotyle, cd : condyle, ch : condyle huméral, ci : crête iliaque, cn : crête neurale, cp : crête paraventrale, cr : crête radiale, cu : crête ulnaire, cv : crête ventrale, cza : crête zygapophysaire antérieure, czp : crête zygapophysaire postérieure, ee : empreinte endocrânienne, epr : épicondyle radial, epu : épicondyle ulnaire, fc : fosse cubitale, fos : foramens subcentraux, fp : fosse préacétabulaire, fs : fosse supraacétabulaire, frz : facette articulaire de la prézygapophyse, ftz : facette articulaire de la postzygapophyse, ld : lames descendantes, lh : lame horizontale de l'urostyle, lva : lame ventrale antérieure, lvp : lame ventrale postérieure, n : neurépine, pa : *pars ascendens*, pc : *pars cylindriformis*, pct : *pars contacta*, pd : processus dorsal, pde : *pars descendens*, pt : processus transverse, pv : processus ventral, sc : support costal, t : tectum supraorbital, ts : *tuber superius*.

*FIG. 1. — Main anatomical terms. **A** : trunk vertebra of a salamander (Ad : dorsal view, Av : ventral view, Al : lateral view). **B** : frontoparietal of an anuran* (Latonia)*, ventral view. **C** : right humerus of an anuran, ventral view. **D** : urostyle of an anuran, dorsal view. **E** : right ilium of an anuran, lateral view.*
ac : acetabulum, c : cotyle, cd : condyle, ch : humeral condyle, ci : iliac crest, cn : neural crest, cp : paraventral ridge, cr : radial crest, cu : ulnar crest, cv : ventral crest, cza : anterior zygapophyseal crest, czp : posterior zygapophyseal crest, ee : endocranial pattern, epr : radial epicondyle, epu : ulnar epicondyle, fc : cubital fossa, fos : subcentral foramina, fp : preacetabular fossa, fs : supraacetabular fossa, frz : prezygapophyseal articular facet, ftz : postzygapophyseal articular facet, ld : ventral lamina of frontoparietal, lh : horizontal lamina of urostyle, lva : anterior ventral crest, lvp : posterior ventral crest, n : neural spine, pa : pars ascendens*, pc :* pars cylindriformis*, pct :* pars contacta*, pd : dorsal process, pde :* pars descendens*, pt : transverse process, pv : ventral process, sc : rib bearer, t : supraorbital tectum, ts :* tuber superius.

La signification de la plupart des termes anatomiques utilisés est indiquée sur la figure 1.

La totalité du matériel cité ci-dessous est déposé au laboratoire de Paléontologie du Muséum, à Paris (MNHN).

Remarque : cet article a été remis en 1992 au coordinateur. Il a été revu rapidement en 1995 afin d'inclure des données absolument indispensables (ROCEK, 1994 ; voir ci-dessous, *Latonia*).

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

LISSAMPHIBIA *incertae sedis*

Famille ALBANERPETONTIDAE Fox & Naylor, 1982

Albanerpeton, genre-type de la famille, a longtemps été classé dans les Prosirenidae, une famille d'urodèles (= Caudata) (ESTES, 1981 ; ESTES & SANCHÍZ, 1982a ; TRUEB & CLOUTIER, 1991). Mais FOX & NAYLOR (1982) ont montré que ce genre se distingue des urodèles ; ils l'ont placé dans une famille particulière, les Albanerpetontidae, et dans un ordre propre, les Allocaudata. NESSOV (1988) a considéré les Albanerpetontidae comme des lépospondyles sans justifier ce point de vue. TRUEB & CLOUTIER (1991) ont maintenu le groupe dans les urodèles. MILNER, après avoir souligné la nécessité d'obtenir un matériel plus complet avant de reconnaître les affinités de ce groupe (1988), a placé les Albanerpetontidae dans les Lissamphibia *incertae sedis* (MILNER, 1993).

La découverte récente de deux spécimens complets, dans le Crétacé inférieur d'Espagne, a conduit MCGOWAN & EVANS (1995) à exclure définitivement les Albanerpetontidae des urodèles. Ils considèrent la famille comme le groupe frère de l'ensemble urodèles-anoures, ce qui la placerait dans les lissamphibiens ; toutefois ils retiennent aussi une alternative plausible : les Albanerpetontidae pourraient former le groupe frère des lissamphibiens. En raison de ces incertitudes, il paraît provisoirement souhaitable de ne pas affecter cette famille à un groupe suprafamilial.

Il semble possible de définir provisoirement la famille à l'aide des principales caractéristiques suivantes (primitives et dérivées) : amphibiens de petite taille, tétrapodes, munis d'une queue ; frontal impair ; extrémité mandibulaire munie de processus formant une articulation symphysaire ; dents non pédicellées avec tendance à la tricuspidie ; joint cranio-vertébral complexe ; vertèbres amphicoeles portant des basapophyses ; côtes holocéphales (au moins celles qui sont postérieures aux cervicales) ; fosse cubitale de l'humérus grande. L'une des espèces (*C. ibericus*) porte des ostéodermes sur le corps ; en raison de la nature des fossiles, il n'est pas possible de préciser s'il s'agit d'un caractère de la famille.

Trois genres ont été décrits : *Albanerpeton* Estes & Hoffstetter, 1976 ; *Nukusurus* Nessov, 1981 ; *Celtedens* McGowan & Evans, 1995. Lors de la description de *Celtedens*, MCGOWAN & EVANS ont effectué des comparaisons entre ce genre et *Albanerpeton* : la distinction entre les deux genres se fonde uniquement sur la morphologie du frontal. Les espèces dont le frontal n'est pas connu ne peuvent pas être placées dans l'un ou l'autre genre. L'espèce-type *d'Albanerpeton* est *A. inexpectatum* du Miocène moyen (Astaracien) français, celle de *Celtedens* est *Triton megacephalus* Costa, 1864 du Crétacé inférieur d'Italie. Deux autres espèces, dont le frontal est connu, ont été attribuées à ces genres : *Celtedens ibericus* McGowan & Evans, 1995, du Crétacé inférieur (Barrémien) d'Espagne et *Albanerpeton galaktion* Fox & Naylor, 1982 du Crétacé supérieur (Campanien) du Canada. Cette attribution générique repose sur des caractères peu tranchés. Deux autres espèces, attribuées à *Albanerpeton* avant la description de *Celtedens*, ne peuvent pas être rapportées à l'un ou l'autre genre ; elles sont provisoirement maintenues dans *Albanerpeton* : *A. arthridion* Fox & Naylor, 1982 du Crétacé inférieur (Albien) des U.S.A. et *A. nexuosus* Estes, 1981 du Crétacé supérieur (Maastrichtien) des U.S.A. et du Canada. Enfin, le statut de *Nukusurus insuetus* Nessov, 1981 reste inconnu ; ce taxon du Cénomanien (et peut-être du Turonien inférieur) d'Ouzbékistan n'est connu que par des dentaires (NESSOV, 1981, 1988).

Enfin, des éléments isolés ont été trouvés dans le Jurassique moyen (Bajocien) en France, et dans le Jurassique supérieur (Kimmeridgien) au Portugal. ESTES (1981), sur des bases stratigraphiques et géographiques, les a attribués avec réserves à *C. megacephalus*. Comme ESTES l'a lui-même admis, ces attributions devront être révisées. Quoi qu'il en soit, les Albanerpetontidae sont connus depuis le Jurassique moyen jusqu'au Miocène moyen.

À Sansan, la famille est représentée par *Albanerpeton*.

Source : MNHN, Paris

Genre *ALBANERPETON* Estes & Hoffstetter, 1976

DIAGNOSE. — Cotyle de l'atlas comprenant deux surfaces articulaires latéro-ventrales et une surface semi-circulaire dorso-médiane ; processus internasal du frontal étroit et pointu ; ornementation faite de petites fossettes sur divers os crâniens ; ostéodermes crâniens probablement absents. En outre, seconde vertèbre réduite à son seul centrum soudé à la troisième vertèbre et arc neural de la troisième vertèbre très long, compensant l'absence de celui de la seconde vertèbre ; mais ces deux particularités sont peut-être des caractéristiques de la famille.

ESPÈCE-TYPE. — *Albanerpeton inexpectatum* Estes & Hoffstetter, 1976. Miocène moyen (MN 6 et MN 7+8 ; Astaracien) et peut-être Miocène inférieur (MN 5 ; Orléanien) ; France.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — *A. galaktion* Fox & Naylor, 1982, du Campanien d'Amérique du Nord ; ? *A. arthridion* Fox et Naylor, 1982, de l'Albien d'Amérique du Nord ; ? *A. nexuosus* Estes, 1981, du Maastrichtien d'Amérique du Nord (voir discussion ci-dessus).

Albanerpeton inexpectatum Estes & Hoffstetter, 1976

Fig. 2, 3

Albanerpeton inexpectatum Estes & Hoffstetter, 1976 : 308-317, figs 1-4, pl. V-IX. — ESTES, 1981 : 20-22, figs 4 A-E. — FOX & NAYLOR, 1982 : 118-127, fig. 5. — ESTES & SANCHÍZ, 1982a : 27-28. — MCGOWAN & EVANS, 1995 : 143, fig. 3a.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Se distingue de *A. galaktion* par la surface externe sculptée de son prémaxillaire, par son frontal plus élargi postérieurement et par l'absence d'une grande et profonde fossette sur la face interne du prémaxillaire, au-dessus de la lame palatale. Diffère de ? *A. arthridion* par le processus dorsal de son prémaxillaire moins allongé, échancré par le nasal, le préfrontal et la narine, ainsi que par la plus faible longueur de la crête qui, sur le bord sagittal, assure l'articulation avec le prémaxillaire opposé. Se distingue de ? *A. nexuosus* par les lames palatales du prémaxillaire et du maxillaire plus étendues, la plus faible hétérodontie de la partie antérieure du dentaire et par l'extension du dentaire postérieurement à la rangée dentaire.

HOLOTYPE. — Deuxième et troisième vertèbres fusionnées (MNHN, LGA 176). La Grive (fissure M), Isère, France ; Astaracien (MN 7+8), Miocène moyen.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *A. inexpectatum* n'est connu qu'à Sansan et la Grive. Dans ce dernier gisement, l'espèce a été citée dans les fissures M et L7 (MN 7+8), mais elle est aussi présente dans les anciennes collections qui incluent probablement la carrière « P. et B. », laquelle avait fourni des fossiles d'âge MN 5 et MN 7+8. *A. inexpectatum* n'est donc connu qu'en France, avec certitude dans les zones MN 6 et MN 7+8 ; mais sa présence est possible dans la zone MN 5.

MATÉRIEL. — 30 dentaires (Sa 23401, Sa 23402, Sa 23403, Sa 23404a, Sa 23405, Sa 23407, Sa 23408, Sa 23409), 2 maxillaires (Sa 23404b) et un fragment d'humérus (Sa 23406).

DESCRIPTION. — Curieusement, aucune vertèbre n'a été trouvée à Sansan. Les dentaires (Fig. 2, 3), toujours petits, atteignent une longueur maximum de 5,8 mm. Le *sulcus Meckeli* est fermé mésialement. L'os s'amincit régulièrement vers l'avant où la symphyse forme un système d'interdigitation très caractéristique entre les deux dentaires. Chez *Albanerpeton*, la face mésiale d'un dentaire porte, derrière la symphyse, deux processus qui s'articulent avec trois processus portés par le dentaire opposé. Le côté portant les deux processus (ou les trois processus) n'est pas fixe (FOX & NAYLOR, 1982 ; ESTES & SANCHÍZ, 1982a), variation qui se retrouve chez *Celtedens* (S.E. EVANS, comm. pers.). Presque tous les dentaires de Sansan dont la symphyse est intacte portent deux processus (Fig. 3). Sur la face latérale s'ouvrent 4 à 5 foramens. Quelques traces pourraient être interprétées comme une très faible ornementation, mais il n'y a ici aucune certitude. Aucun dentaire n'étant complet, le nombre de dents est difficile à estimer ; sur le

Source : MNHN, Paris

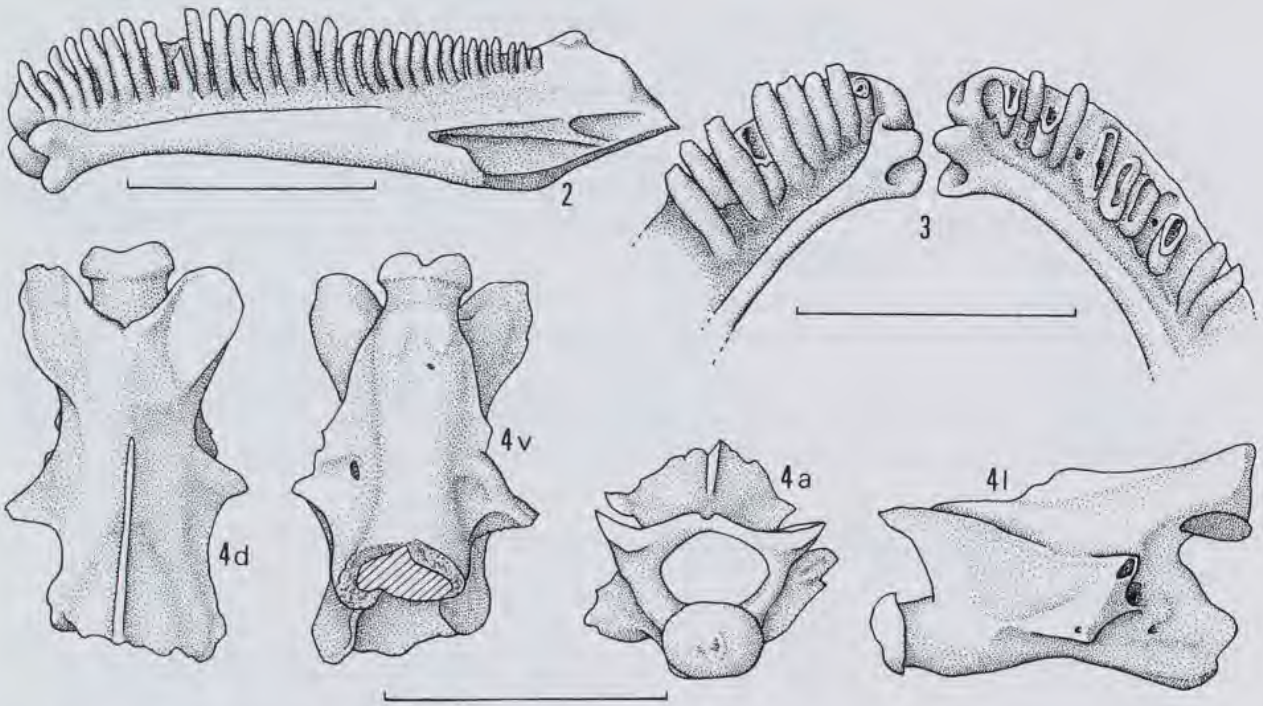


FIG. 2-4. — **2**, *Albanerpeton inexpectatum*, dentaire droit, Sa 23401, face mésiale ; **3**, *Albanerpeton inexpectatum*, région symphysaire d'un dentaire droit et d'un dentaire gauche, Sa 23402 et Sa 23403, vue dorso-mésiale ; **4**, *Chioglossa meini*, vertèbre dorsale, Sa 23421 (d : face dorsale, v : face ventrale, a : face antérieure, l : face latérale). Échelle = 2 mm.

FIGS 2-4. — 2, Albanerpeton inexpectatum, *right dentary, Sa 23401, medial view ; 3*, Albanerpeton inexpectatum, *symphyseal areas of a right and a left dentaries, Sa 23402 and Sa 23403, dorso-medial view ; 4*, Chioglossa meini, *trunk vertebra, Sa 23421 (d : dorsal view, v : ventral view, a : anterior view, l : lateral view). Scale bars represent 2 mm.*

spécimen le plus complet, il correspond à une trentaine. Les dents sont pleurodontes, non pédicellées, hautes, verticales ou sub-verticales, serrées et leur apex tend vers une faible tricuspidie. Sur la base de la seule dentition, une confusion avec les lézards est possible. Une certaine hétérodontie se manifeste ; les dents tendent à devenir plus hautes au niveau du premier tiers du dentaire, puis la taille se réduit régulièrement postérieurement. La rangée dentaire s'appuie latéralement sur une surface alvéolaire élevée et les bases des dents reposent dans une gouttière de l'épais plateau dentaire.

Le maxillaire correspond bien à celui de la Grive. Mais il faut remarquer une curieuse anomalie dans l'article de ESTES & HOFFSTETTER (1976) : les photos du maxillaire (Pl.V : Fig. 6, 7, 8) montrent un maxillaire différent, surtout dans ses proportions, de celui du dessin représentant une reconstitution du crâne (Fig. 4 dans le même article). Ce dessin est probablement erronné. Le maxillaire de Sansan est identique à celui de la planche V *in* ESTES & HOFFSTETTER (1976).

L'humérus a perdu ses extrémités mais la fosse cubitale très nette, profonde et triangulaire, laisse peu de doute quant à son attribution. Quelques petits foramens s'ouvrent dans cette fosse.

COMMENTAIRES. — Les spécimens de Sansan se distinguent de ceux de la localité-type par quelques détails. A la Grive, sur la face latérale des dentaires, peuvent apparaître quelques traces d'ornementation ; à Sansan, il n'est pas certain qu'une ornementation existe, bien que quelques irrégularités soient faiblement apparentes. En outre, sur cette même face du dentaire, apparaissent au plus 4 foramens à la Grive alors qu'il peut y en avoir 5 à Sansan ; cependant, cette variation ne serait pas significative, le nombre pouvant varier à l'intérieur d'une espèce et même d'un individu entre les mandibules (S.E. EVANS, comm. pers.). Sur l'humérus, un petit foramen s'ouvre dans la fosse cubitale à

Source : MNHN, Paris

la Grive ; à Sansan, il y en a 2 ou 3 (nombre difficile à juger). Ces différences ne justifient certainement pas une distinction spécifique et la forme de Sansan est attribuée à *Albanerpeton inexpectatum*.

ESTES (1981) a supposé *qu'Albanerpeton* pourrait avoir vécu en milieu obscur (à cause des grandes orbites), dans des anfractuosités ou, en tant que semi-fouisseur, en sol meuble ou dans la litière.

Dans le Miocène moyen, *Albanerpeton* apparaît comme une relique d'une famille peu diversifiée et connue depuis le Jurassique moyen. Les derniers représentants de ce groupe proviennent de la Grive. Les causes de la disparition de cette famille restent inconnues. Elle ne semble correspondre à aucun événement paléoenvironnemental particulier.

CAUDATA Scopoli, 1777

Une seule famille d'urodèles, les Salamandridae, est présente à Sansan avec cinq espèces réparties en quatre genres. Aucun travail particulier n'a été consacré aux urodèles de Sansan. LARTET (1851) a simplement fourni les noms de quatre espèces : *Triton sansaniense*, *T. lacasianum*, *Salamandra ? sansaniensis* et *S. ? goussardiana*. Ces taxons ont été discutés par ESTES (1981). Seul l'un d'entre eux peut être conservé (*Salamandra sansaniensis* ; voir ci-dessous).

Famille SALAMANDRIDAE Goldfuss, 1820

Les Salamandridae, avec plus de 40 espèces actuelles réparties en 14 genres, constituent une des familles les plus diversifiées d'urodèles. Elle est présente dans les zones tempérées de la région holarctique, y compris dans le nord de l'Afrique. Le plus ancien Salamandridé semble provenir du Crétacé terminal (Maastrichtien) espagnol (ASTIBIA *et al*, 1990).

Ostéologiquement, la famille se définit essentiellement par la présence de longues projections postérieures (portant des dents) du vomer, l'existence fréquente d'un arc fronto-squamosal, l'opisthocoelie des vertèbres et la sortie en position intervertébrale du second nerf spinal alors que tous les autres passent à travers les parois vertébrales (dans la moitié postérieure de la vertèbre).

Plusieurs Salamandridae figurent dans la faune de Sansan. Ils se distribuent dans quatre genres : *Salamandra*, *Chioglossa*, *Chelotriton* et *Triturus*.

Genre ***SALAMANDRA*** Laurenti, 1768

Le genre se caractérise par ses prémaxillaires pairs, son operculum cartilagineux, l'absence d'arc fronto-squamosal et de côtes caudo-sacrées, la fusion du premier cératobranchial, l'absence d'ossification du premier basibranchial, du cératohyal et du second hypobranchial, ses vertèbres à arc neural plat et large, sa neurépine très basse.

ESPÈCE-TYPE. — *Lacerta salamandra* Linnaeus, 1758 ; espèce actuelle connue depuis le Pliocène inférieur (MN 15) en Pologne (SANCHÍZ & MLYNARSKI, 1979a) ; sud et centre de l'Europe, ouest de l'Asie et nord-ouest de l'Afrique.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — Espèce actuelle, *S. atra* Laurenti, 1768 ; régions alpines de l'Europe. Espèce fossile : *S. sansaniensis* Lartet, 1851 ; Éocène supérieur au Miocène, peut-être au Pliocène, Europe occidentale et Grèce. *S. goussardiana* Lartet, 1851, définie à Sansan, est un *nomen dubium* (ESTES, 1981).

Source : MNHN, Paris

Salamandra sansaniensis Lartet, 1851

Salamandra ? sansaniensis Lartet, 1851 : 42.
Salamandra sansaniensis : Estes & Hoffstetter, 1976 : 300-303, pl. I-II. — Estes, 1981 : 66-69, figs 16 A-E. — Rage, 1988 : 5, fig. 1.
Salamandra laticeps Meyer, 1858 : 204.
Heteroclitotriton zitteli de Stefano, 1903 : 41-45, figs 9-10.
Salamandra broilii Schlosser, 1922 : 58.
Voigtiella ludwigi Herre, 1949 : 223, fig. 4.
Palaeosalamandra kohlitzi Herre, 1949 : 221-222, fig. 2.
Palaeosalamandra renschii Herre, 1949 : 222, fig. 3.
Dehmiella schindewolfi Herre & Lunau, 1950 : 248-251, fig. 6.
Urodèle de petite taille : Rage & Vergnaud-Grazzini, 1978 : 176.
Urodèle C : Crochet *et al.*, 1981 : 250, tabl. 2-1.

Diagnose. — Comparées à celles des deux autres espèces connues, les vertèbres de *S. sansaniensis* sont plus courtes et plus larges, d'aspect plus robuste, généralement plus grandes et portent des crêtes d'insertions musculaires plus fortes ; leur arc neural est plus court, les crêtes zygapophysaires sont mieux marquées. Contact pariétal-squamosal étendu.

Holotype. — Une moitié antérieure de vertèbre dorsale (MNHN, Sa4678), Sansan, Gers, France ; Astaracien (MN 6), Miocène moyen.

Répartitions stratigraphique et géographique. — De l'Éocène supérieur en France (MP 16) et Angleterre (MP 17) au Miocène moyen, peut-être jusqu'au Pliocène supérieur en Grèce (Sanchíz, 1989).

Matériel. — 29 vertèbres (Sa 4678, l'holotype ; Sa 23425, Sa 23427, Sa 23428) et 3 vertèbres anormalement amphicoeles (Sa 23426).

Description. — Seules des vertèbres peuvent être rapportées sans hésitation à *S. sansaniensis*. Ces vertèbres, assez grandes (le centrum atteint une longueur de 7,3 mm), typiques de *Salamandra*, possèdent un arc neural bas et large. La neurépine, toujours basse et mince, est plus élevée sur les vertèbres antérieures que sur les autres dorsales. Le centrum, opisthocoele, ne porte pas de crêtes. Les foramens subcentraux montrent une taille variable, mais ils sont généralement petits. Le condyle est subcirculaire ou légèrement aplati dorso-ventralement, son bord supérieur pouvant être tronqué. Il n'est généralement pas séparé du centrum par une constriction. Une petite fosse chordale creuse souvent la face antérieure du condyle. Les crêtes zygapophysaires sont nettes, surtout sur les dorsales postérieures. Les supports costaux, bicipitaux, montrent deux extrémités articulaires nettement séparées l'une de l'autre, sauf sur les dernières dorsales où elles se rapprochent. Une lame osseuse relie les deux processus formant chaque support costal, mais n'atteint pas l'extrémité latérale. Ces supports costaux s'orientent postéro-latéralement sur les dorsales postérieures ; en raison de l'étalement des crêtes zygapophysaires, seul un espace étroit sépare postérieurement chaque support costal de l'arc neural. Généralement, les surfaces articulaires des zygapophyses s'étalent assez largement. Le bord postérieur de l'arc neural peut être subrectiligne mais, le plus souvent, il forme une encoche médiane bordée de deux saillies postérieures. Les crêtes musculaires apparaissent nettement sur l'arc neural. Trois vertèbres amphicoeles (Sa 23426) sont attribuées à cette espèce. Ce type d'accident affectant le mode d'articulation entre centrums n'est pas rare chez les amphibiens.

Commentaires. — La description originale de *Salamandra sansaniensis* est particulièrement succinte (Lartet, 1851) ; elle ne fait référence qu'à la taille et la fréquence de l'espèce dans le gisement : « Espèce beaucoup plus grande que notre Salamandre ; indiquée par un grand nombre de vertèbres, de côtes et d'os des extrémités plus dans le plan de ces mêmes os dans les Salamandres que dans les Tritons. » Lartet n'a pas figuré l'espèce et le matériel original est perdu ou non identifié, bien qu'un spécimen ait été qualifié d'holotype (Estes, 1981). Cependant, en raison de la composition de la faune d'urodèles de Sansan, il ne reste aucun doute quant à l'attribution de ce taxon. Dans le gisement, deux espèces seulement sont plus grandes que les salamandres actuelles : *Salamandra sansaniensis* et *Chelotriton paradoxus* ; les autres espèces de Sansan sont nettement plus petites. Or, *C. paradoxus* montre au moins

Source : MNHN, Paris

une particularité (ossification dermique de la neurépine) que LARTET n'aurait pas manqué de relever. Il est probable que ce dernier n'a jamais eu en main de matériel se rapportant à *C. paradoxus*, taxon qui a été décrit par POMEL (1853) à l'aide de fossiles ne provenant pas de Sansan, peu après le travail de LARTET.

LARTET (1851) avait décrit une autre espèce de salamandre à Sansan : *Salamandra goussardiana*. La description qu'il en a fourni est très insuffisante (« autre toute petite espèce, également plus dans l'analogie de la Salamandre ») ; elle ne permet pas, en l'absence de figures, et le matériel original étant perdu ou non identifié, de savoir à quelle forme de Sansan se rattache ce nom. Cette très brève description empêche cependant de voir en *S. goussardiana* un *nomen nudum* comme ESTES & HOFFSTETTER (1976) l'avaient fait par erreur. Par la suite, considérant qu'il n'existe qu'une espèce de *Salamandra* à Sansan, ESTES (1981) a supposé que *S. goussardiana* pourrait être un synonyme de *S. sansaniensis* ; cependant, le qualificatif « toute petite » fait penser que la description de LARTET peut s'appliquer à l'un des tritons du gisement. A cause de ces incertitudes, *S. goussardiana* est un *nomen dubium* comme l'a indiqué ESTES (1981).

En raison de la grande similitude entre *S. sansaniensis* et les deux espèces actuelles, ESTES & HOFFSTETTER (1976) ont supposé, avec quelques doutes, que l'espèce fossile pourrait être ancestrale à ces deux dernières qui seraient nées par vicariance. SANCHÍZ & MLYNARSKI (1979a) ont toutefois fait justement remarquer que *S. sansaniensis* reste trop mal connue pour qu'une telle conclusion soit tirée. Il paraît certain que *S. sansaniensis* et les deux espèces actuelles sont étroitement apparentées, mais leurs relations exactes restent inconnues.

On peut supposer que le mode de vie de *S. sansaniensis* ne différait pas essentiellement de celui des espèces actuelles. Ces dernières sont nocturnes ou crépusculaires et vivent en milieu humide. L'eau libre est nécessaire à *S. salamandra* en période de reproduction, mais *S. atra* pond à terre.

Genre ***CHIOGLOSSA*** Bocage, 1864

Ostéologiquement, le genre se distingue par la réduction des *radii* antérieurs de l'appareil hyobranchial, l'allongement du premier hypobranchial, l'allongement de ses vertèbres et l'aplatissement de l'arc neural.

ESPÈCE-TYPE (et seule espèce actuelle). — *Chioglossa lusitanica* Bocage, 1864 ; Portugal et nord-ouest de l'Espagne.

AUTRE ESPÈCE DU GENRE. — *Chioglossa meini* Estes & Hoffstetter, 1976. Arvernien (MP 27 ou MP 28, Oligocène supérieur) à Astaracien (MN 7+8, Miocène moyen) ; Allemagne et France.

Chioglossa meini Estes & Hoffstetter, 1976

Fig. 4

Chioglossa meini Estes & Hoffstetter, 1976 : 305-306, pl. X, fig. 1-6. — ESTES, 1981 : 64, fig. 17 D.

DIAGNOSE. — Espèce dont les vertèbres atteignent une taille supérieure à celles de l'espèce actuelle ; les foramens subcentraux des vertèbres dorsales postérieures s'ouvrent souvent postérieurement dans des dépressions ou sillons situés entre les supports costaux et le centrum.

HOLOTYPE. — Une vertèbre dorsale (MNHN, LGA 175), La Grive-Saint-Alban (fissure inconnue), Isère, France ; Astaracien, Miocène moyen.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — L'espèce est connue dans l'Oligocène supérieur de Gaimersheim (sans précision), MP 27 ou MP 28, en Allemagne (SCHLEICH, 1985) et dans le Miocène moyen, en France, à Sansan et à la Grive. Dans ce dernier gisement, *C. meini* a été trouvé dans les fissures L7 et M (MN 7+8) mais aussi dans les anciennes collections qui incluent la zone MN 5. L'espèce est donc connue de la zone MP 27, ou MP 28, à la zone MN 7+8.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL. — 11 vertèbres (Sa 23421, Sa 23422, Sa 23423, Sa 23424).

DESCRIPTION. — De rares vertèbres se rapportent à cette espèce (Fig. 4). Bien que la plus grande d'entre elles (longueur du centrum = 2,4 mm) atteigne la taille des spécimens de la Grive, les vertèbres de Sansan sont en moyenne plus petites que celles de ce dernier gisement. Ces vertèbres présentent la morphologie typique de *Chioglossa*. Elles sont étroites et allongées avec un arc neural aplati et une neurépine basse. Une échancrure médiane nette entaille le bord postérieur de l'arc neural de presque toutes les vertèbres. La face ventrale du centrum montre une morphologie caractéristique : allongée et plus ou moins aplatie, elle se rétrécit à mi-longueur. Une forte constriction sépare nettement le condyle du centrum. La face antérieure du condyle porte une petite fosse chordale. Les supports costaux, bicipitaux, occupent une position assez postérieure ; les deux processus formant chaque support se distinguent nettement l'un de l'autre. Les lames ventrales sont peu saillantes mais bien marquées. Les foramens subcentraux s'ouvrent le plus souvent ventralement dans une dépression de la lame ventrale postérieure ; mais sur quelques vertèbres, ils s'ouvrent en direction postérieure et il existe aussi des situations intermédiaires.

COMMENTAIRES. — Les vertèbres de Sansan ne répondent pas absolument à la définition de l'espèce donnée par ESTES & HOFFSTETTER (1976), laquelle se fonde sur des fossiles de la Grive. Leur taille moyenne s'accorde apparemment plus avec celle de l'espèce actuelle qu'avec celle des spécimens de la Grive. En outre, dans cette dernière localité, les foramens subcentraux s'ouvrant postérieurement sont plus fréquents que ceux qui s'ouvrent ventralement ; à Sansan, la condition inverse apparaît. La forme de Sansan semble intermédiaire entre celle de la Grive et l'espèce actuelle, ce qui ne correspond pas à la position stratigraphique des deux gisements. Cependant, comme seule l'ouverture ventrale des foramens subcentraux est connue chez l'espèce actuelle, le *Chioglossa* de Sansan doit appartenir à la même espèce que celui de la Grive. Quoi qu'il en soit, l'ostéologie de ce petit urodèle reste mal connue en raison de la rareté du matériel, qu'il soit actuel ou fossile.

L'espèce actuelle est terrestre mais ne s'éloigne pas de l'eau qui, de toute façon, est indispensable en période de reproduction.

Genre ***CHELOTRITON*** Pomel, 1853

Ce genre fossile a, pendant longtemps, été considéré comme très proche, voire synonyme, de l'actuel *Tylototriton* (Asie orientale) dont il ne se distingue que par quelques caractères apparemment peu significatifs : chez *Chelotriton*, l'ornementation dermique comprend de petits tubercules plutôt que des fossettes et des crêtes, l'ossification du carpe et du tarse ne se manifeste que chez les plus grands individus et le sacrum correspond à la quatorzième ou quinzième vertèbre au lieu de la seizième ou dix-septième chez *Tylototriton* (Estes, 1981). Mais ce dernier a été subdivisé en deux genres, *Tylototriton* et *Echinotriton*, par NUSSBAUM & BRODIE (1982). Cette subdivision semble fondée ; sur le plan ostéologique, *Echinotriton* se distingue par la présence d'un fort processus implanté sur la face latérale du carré et orienté antéro-latéralement, par la robustesse des côtes antérieures et par la présence de processus sur ces mêmes côtes (ce dernier caractère semble toutefois peu significatif chez les urodèles). *Chelotriton* ne possède pas de processus sur le carré mais ses côtes antérieures portent des processus. Quelles que soient les relations exactes au sein de cet ensemble, ces trois genres sont fortement apparentés.

ESPÈCE-TYPE. — *Chelotriton paradoxus* Pomel, 1853. Oligocène inférieur/moyen (Suévien, MP 22) à Miocène moyen (Astaracien, MN 7+8) ; peut-être Éocène supérieur ; Europe occidentale (voir ci-dessous).

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — *C. robustus* Westphal, 1980, Éocène moyen (MP 11), Allemagne ; *C. ogygius* (Goldfuss, 1831), Miocène inférieur (MN inconnu), Allemagne et Espagne ; *C. pliocenicus* Bailon, 1989, Pliocène supérieur (MN 16), France.

Source : MNHN, Paris

Chelotriton paradoxus Pomel, 1853

Fig. 5, 6

Chelotriton paradoxus Pomel, 1853 : 132. — Herre, 1949 : 225, fig. 8. — Estes & Hoffstetter, 1976 : 307-308, pl. X : figs 7, 8. — Estes, 1981 : 72-75, figs 18, 19 B-E. — Hellmund & Böhme, 1987 : 142-151, figs 1, 3, 4.
Heliarchon furcillatus Meyer, 1860 : 559.
Tylototriton primigenius Noble, 1928 : 1, figs 1 b, d, e, 2, 3, 4a.
Palaeosalamandrina dehmi Herre, 1949 : 227, fig. 10.
Grippiella mohri Herre, 1949 : 226, fig. 9.
Tischleriella buddenbrocki Herre, 1949 : 223, fig. 5.
Tischleriella langi Herre, 1949 : 224, fig. 6.
Tischleriella remanei Herre, 1949 : 224, fig. 7.
Grippiella mohrae Estes, 1981 : 72.
Tischleriella remani (sic) : Estes, 1981 : 72.

Diagnose. — Crâne plus large que long, quadratojugal présent et grand, plusieurs os crâniens avec une ornementation de fins tubercules, carpe et tarse non ossifiés sauf chez les plus grands individus, neurépine haute portant une plaque dorsale ornée de petits tubercules et échancrée postérieurement, crête zygapophysaire antérieure s'orientant postéro-ventralement et rejoignant le processus ventral du support costal.

Néotype (désigné par Estes, 1981). — Une vertèbre dorsale (MNHN, COD 12) ; Coderet, Allier, France ; Arvernien (MP 30), Oligocène terminal.

Répartitions stratigraphique et géographique. — L'espèce apparaît dans le Suévien (MP 22, Oligocène inférieur) d'Allemagne et est connue en France à partir de l'Oligocène moyen (MP 25) ; dans ces deux pays, elle atteint le Miocène moyen (MN 7+8, Astaracien). L'espèce est aussi connue dans le Miocène inférieur (MN 3, MN 4) d'Espagne (Estes, 1981). En outre, *Chelotriton* cf. *C. paradoxus* a été cité dans l'Éocène supérieur (MP 17, Headonien) d'Angleterre (Milner *et al.*, 1982).

Matériel. — 2 fragments d'os crâniens (Sa 23416), 9 atlas (Sa 23410, Sa 23413, Sa 23415, Sa 23418), 41 vertèbres dorsales (Sa 23411, Sa 23412, Sa 23414, Sa 23417, Sa 23419, Sa 23420).

Description. — Deux fragments d'os du revêtement crânien portent une ornementation de petits tubercules semblable à celle qui couvre le sommet des neurépines. L'attribution de ces fragments à *C. paradoxus* ne laisse donc pas de doutes.

Cette ossification dermique constitue, avec la hauteur de la neurépine, la caractéristique la plus évidente des vertèbres. Les atlas (Fig. 5) possèdent une neurépine haute et très épaisse, surmontée d'une plaque à ornementation pustuleuse ; cette plaque affecte un contour subtriangulaire à pointe antérieure et fortement échancrée postérieurement. Sur chaque paroi latérale de la neurépine, s'étend une crête verticale et aiguë qui prend naissance au-dessus des cotyles occipitaux et atteint le sommet de la neurépine. Le robuste *tuberculum interglenoidum* porte deux surfaces articulaires qui se rejoignent dans le plan sagittal. Les cotyles occipitaux, ovoïdes, s'étirent transversalement. Le centrum est court et s'élargit antérieurement.

Sur les vertèbres dorsales (Fig. 6), la longueur du centrum varie entre 3,1 et 6,2 mm. Sur ces vertèbres, la neurépine reste haute. Elle est toujours moins épaisse que sur l'atlas ; l'épaisseur a d'ailleurs tendance à diminuer des vertèbres antérieures aux vertèbres postérieures. Parallèlement, la hauteur semble diminuer légèrement mais, surtout, la longueur antéro-postérieure de la neurépine augmente fortement sur les vertèbres postérieures. Corrélativement, la forme de la plaque dermique ornée se modifie ; courte et relativement large sur les vertèbres antérieures, elle s'allonge et devient plus étroite sur les vertèbres postérieures ; l'échancrure postérieure de la plaque subsiste sur toutes les vertèbres. Les supports costaux comprennent deux processus bien séparés et divergents, reliés par une lame osseuse jusqu'à leur extrémité. La crête zygapophysaire antérieure plonge en direction postéro-ventrale et rejoint le processus ventral du support costal. La crête zygapophysaire postérieure s'étale largement, comblant l'espace qui sépare postérieurement le support costal de l'arc neural. La base du processus dorsal se prolonge sur l'arc neural où elle forme une saillie nette. De chaque côté du canal neural, les parois

Source : MNHN, Paris

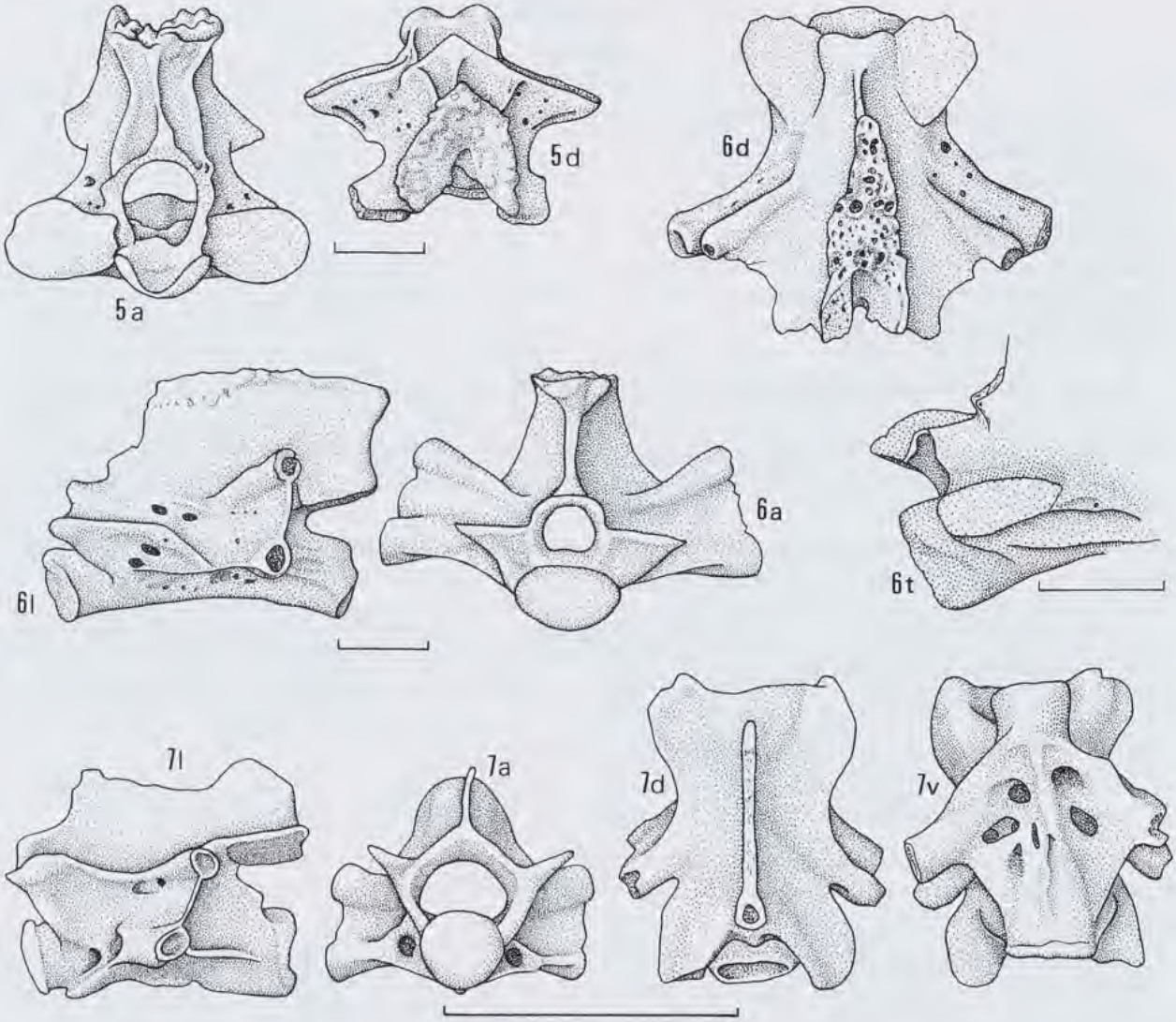


FIG. 5-7. — **5**, *Chelotriton paradoxus*, atlas, Sa 23410, (a : face antérieure, d : face dorsale) ; **6**, *Chelotriton paradoxus*, vertèbre dorsale, Sa 23411 (d : face dorsale, l : face latérale, a : face antérieure, t : vue de trois-quarts antérieure) ; **7**, *Triturus* aff. *T. helveticus*, vertèbre dorsale, Sa 23434 (l : face latérale, a : face antérieure, d : face dorsale, v : face ventrale). Échelle = 2 mm.

FIGS 5-7. — 5, Chelotriton paradoxus, *atlas, Sa 23410, (a : anterior view, d : dorsal view) ; 6*, Chelotriton paradoxus, *trunk vertebra, Sa 23411 (d : dorsal view, l : lateral view, a : anterior view, t : oblique antero-lateral view) ; 7*, Triturus *aff.* T. helveticus, *dorsal vertebra, Sa 23434 (l : lateral view, a : anterior view, d : dorsal view, v : ventral view). Scale bars represent 2 mm.*

latérales de la partie antérieure de l'arc neural sont subverticales sur une faible hauteur et, au contact des facettes prézygapophysaires, elles forment une petite surface articulaire (Fig. 6t) ; elles tendent ainsi vers la formation d'un zygosphène qui, toutefois, reste loin du degré d'individualisation de celui de *C. pliocenicus* (BAILON, 1989). Cette structure, très rare chez les urodèles, n'a été signalée que chez l'actuelle *Salamandrina terdigitata* (SANCHÍZ, 1988) et chez *Chelotriton pliocenicus* (BAILON, 1989). Toutefois, chez *C. paradoxus*, elle n'atteint pas le degré de différentiation connu chez les deux autres espèces. La surface ventrale du centrum est lisse et régulièrement bombée transversalement ; cependant, sur quelques vertèbres, elle est assez proéminente dans le plan sagittal. Les lames ventrales sont bien marquées sans être très saillantes. Les foramens subcentraux sont généralement petits (mais quelques foramens assez grands peuvent exister) et s'ouvrent ventralement ou postéro-ventralement. Sur la plupart des vertèbres,

Source : MNHN, Paris

aucune démarcation ne sépare le condyle du centrum, mais sur quelques spécimens une faible constriction apparaît. La face antérieure du condyle est généralement plane, mais elle peut être faiblement concave et une petite fosse chordale est parfois présente.

COMMENTAIRES. — *Chelotriton paradoxus* a été créé par POMEL (1853) d'après des fossiles des Chauffours (Puy-de-Dôme, France), gisement de l'Oligocène moyen/supérieur (MP 27) et de Langy (Allier, France) dont l'âge imprécis peut aller de l'Oligocène terminal (MP 30) au Miocène inférieur (MN 2a), (HUGUENEY, 1969). La description originale est très sommaire. Cependant, les vertèbres étant très caractéristiques, cette description suffit pour reconnaître sans problème cette espèce. HERRE (1949) a, le premier, réutilisé ce nom. Par la suite, ESTES & HOFFSTETTER (1976) ont fourni une diagnose et une description.

C. paradoxus pourrait être synonyme de *Chelotriton ogygius* (Goldfuss, 1831), ce dernier bénéficiant de l'antériorité. Cette synonymie est difficile à établir, une révision de *C. ogygius* étant nécessaire. De toute façon, comme l'a fait remarquer ESTES (1981), une telle synonymie conduirait à l'abandon du nom *C. paradoxus*, bien connu, au bénéfice de *C. ogygius*, pratiquement inconnu. La suppression de ce dernier nom serait alors souhaitable.

Il est difficile de se faire une idée sur le mode de vie de *Chelotriton*. Seul *Tylototriton*, genre actuel fortement apparenté au fossile, peut apporter une indication. Il s'agit d'un genre plutôt terrestre, vivant généralement en milieu forestier humide.

Genre ***TRITURUS*** Rafinesque, 1815

Avec une dizaine d'espèces, le genre se rencontre, actuellement, dans la partie occidentale de la zone paléarctique (THORN, 1968), à l'est jusqu'à l'Oural et au nord jusqu'à la Scandinavie. *Triturus* a été subdivisé en trois sous-genres (BOLKAY, 1928) dont l'utilisation est pratique en paléontologie car chacun se caractérise par sa morphologie vertébrale : *Palaeotriton* (neurépine haute), *Neotriton* (neurépine basse) et *Mesotriton* (bord postérieur de la neurépine tripartite). Cette subdivision reste valable, une seule modification ayant été apportée par SANCHÍZ & SZYNDLAR (1984a) à la distribution subgénérique des espèces proposée par BOLKAY. De plus, comme l'a fait remarquer BAILON (1991), *T. cristatus*, l'espèce-type du genre, fait partie du sous-genre que BOLKAY avait nommé *Neotriton* ; ce dernier est donc le sous-genre nominatif et doit porter le nom de *Triturus*, *Neotriton* étant synonyme de ce dernier. Sur des bases biochimiques et cytogénétiques, ainsi que sur des résultats d'hybridations, MACGREGOR *et al.* (1990) ont globalement confirmé ces relations ; ils ont simplement inclus l'unique espèce du sous-genre *Mesotriton* dans le sous-genre *Triturus*. Le genre est signalé depuis l'Éocène supérieur (MP 17) d'Angleterre (MILNER *et al.*, 1982). Mais un fossile qui pourrait se rapporter au genre (cf. *Triturus*) est connu dans l'Éocène inférieur (MP 7) de Belgique (HECHT & HOFFSTETTER, 1962 ; GODINOT *et al.*, 1978).

Les *Triturus* montrent les caractéristiques squelettiques suivantes : prémaxillaire impair, maxillaire court, arc fronto-squamosal irrégulièrement développé, operculum cartilagineux, premier basibranchial et premier hypobranchial ossifiés, cératohyal partiellement ossifié, vertèbres à arc neural bombé dans sa partie postérieure, neurépine plus développée que chez *Salamandra*.

ESPÈCE-TYPE. — *Triton cristatus* Laurenti, 1768. Espèce actuelle connue depuis le Pliocène inférieur (MN 15 ; SANCHÍZ & MLYNARSKI, 1979a) ; Europe, jusqu'à l'Oural.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — Sous-genre *Triturus*, *T. marmoratus* (Latreille, 1800), *T. vittatus* (Jenyns, 1835), *T. carnifex* (Laurenti, 1768), *T. dobrogicus* (Kiritzescu, 1903), *T. karelinii* (Strauch, 1870), espèces actuelles (ces trois dernières parfois considérées comme des sous-espèces de *T. cristatus* ; sous-genre *Palaeotriton*, *T. vulgaris* (L., 1758), *T. montandoni* (Boulenger, 1880), *T. helveticus* (Razoumowski, 1789), *T. boscai* (Lataste, 1879), *T. italicus* (Peracca, 1898), espèces actuelles, et *T. rohrsi* Herre, 1955, Miocène moyen (MN 6) de Slovaquie ; sous-genre *Mesotriton*, *T. alpestris* (Laurenti, 1768), espèce actuelle. Deux espèces fossiles ne peuvent pas être attribuées à un sous-genre précis : *T. opalinus* (Meyer,

Source : MNHN, Paris

1851) du Miocène (sans précision) de la République tchèque, *T. wintershofi* Lunau, 1949 du Miocène inférieur (MN 3) d'Allemagne.

Trois noms d'espèce ont déjà été proposés pour Sansan : *Triton* (= *Triturus*) *sansaniense* Lartet, 1851, *T. minimus* Giebel, 1847 et *T. lacasianum* Lartet, 1851. Comme nous l'avons déjà noté dans l'introduction, *T. lacasianum* est synonyme de *T. minimus*. Donc, Lartet avait reconnu deux *Triturus* à Sansan, or il existe précisément deux espèces de ce genre dans le gisement. Mais d'après les descriptions de Lartet, un seul critère, la taille, est utilisable. À Sansan, il existe effectivement une grande et une petite espèces (respectivement, ci-dessous, *Triturus* cf. *T. marmoratus* et *Triturus* aff. *T. helveticus*) ; toutefois, il ne peut pas être démontré que les deux espèces de Lartet sont réellement celles qui existent Sansan. En effet, d'après la description originale, *T. sansaniense* se particulariserait par un dentaire épais à dents très longues ; or une telle description s'accorde plus avec *Albanerpeton* qu'avec *Triturus* comme Estes (1981) l'a déjà remarqué. Quant à la petite espèce, le *T. lacasianum* de Lartet, elle pourrait correspondre à *T.* aff. *T. helveticus* ou à un regroupement de cette forme et des petits spécimens de *T.* aff. *T. marmoratus* ; en outre, Lartet signale que *T. lacasianum* est rare alors que le petit *T.* aff. *T. helveticus* est au contraire abondant (mais il est vrai que cela peut provenir de l'évolution des techniques de fouilles). Par conséquent, en raison de ces incertitudes, les trois noms proposés pour Sansan (*T. sansaniense*, *T. minimus* et *T. lacasianum*) sont considérés comme des *nomina dubia*, comme l'avait déjà fait Estes (1981).

Sous-genre ***TRITURUS*** Rafinesque, 1815

Triturus cf. *T. marmoratus*

Matériel. — 110 vertèbres (Sa 23429, Sa 23430, Sa 23431, Sa 23432, Sa 23433).

Description. — Ce triton de taille moyenne possède des vertèbres dont la longueur du centrum varie de 1,3 à 3,6 mm. Elles se caractérisent par un arc neural relativement peu bombé et une neurépine mince et peu élevée, quoique bien développée. Les crêtes zygapophysaires sont saillantes. Antérieurement, le toit de l'arc neural, légèrement bombé, comble l'espace séparant les prézygapophyses ; il forme un bord antérieur subrectiligne ou faiblement concave. Le bord postérieur de l'arc neural est échancré par une indentation de taille réduite ; cette indentation peut être entourée par des saillies postérieures de l'arc neural. Les processus qui forment les supports costaux sont bien séparés et une lame osseuse les réunit jusqu'à leur extrémité. La lame ventrale antérieure est bien marquée, mais la lame postérieure semble, en moyenne, peu étalée. Un col bien développé porte le condyle ; ce dernier se distingue nettement du centrum sans qu'une constriction très nette marque la séparation. La face ventrale du centrum est faiblement bombée et lisse. La taille des foramens subcentraux semble irrégulière mais ils sont souvent grands.

Commentaires. — La neurépine basse indique clairement l'appartenance de ce triton au sous-genre *Triturus*. Quoique basse, elle est plus haute que chez les espèces du groupe *T. cristatus* (*T. cristatus*, *T. carnifex*, *T. dobrogicus*, *T. karelinii*), ce qui permet de rejeter cet ensemble (considéré comme une super-espèce par Macgregor *et al.*, 1990). En revanche, la distinction entre *T. marmoratus* et *T. vittatus* n'est pas aisée. La partie postérieure du sommet de la neurépine, lorsqu'elle est conservée, ne montre pas de surface plane nette et marquée de petites fossettes ; ceci s'accorde mieux avec *T. marmoratus* qu'avec *T. vittatus* chez qui cette caractéristique est fréquente. Cependant, la détermination reste délicate et l'espèce est citée dans le gisement avec quelques doutes.

Sous ce même nom, *Triturus* cf. *T. marmoratus*, ont déjà été signalés des fossiles du Miocène moyen (MN 7+8) de la Grive, en France (Estes & Hoffstetter, 1976), et du Miocène supérieur (MN 9/MN 11) du sud de la Russie (Estes & Darevsky, 1977). D'après Milner *et al.* (1982), la forme de la Grive semble en fait intermédiaire entre *T. marmoratus* et *T. vittatus* ; ce serait apparemment aussi le cas du triton du Miocène supérieur de Russie (Sanchíz & Szyndlar, 1984a). Le triton de Sansan pourrait occuper la même position entre ces deux espèces actuelles ; mais une comparaison aussi précise est rendue

Source : MNHN, Paris

pratiquement impossible car la neurépine est généralement très incomplète à Sansan. Cette lignée qui aboutit à *T. marmoratus* et *T. vittatus* paraît relativement ancienne puisque dans l'Éocène supérieur anglais (MP 17) a été reconnu un triton (*Triturus* sp.) qui présente cette même nature intermédiaire entre ces deux mêmes espèces. L'espèce *T. marmoratus*, elle-même, est connue depuis le Pliocène inférieur (MN 15), en France (Bailon, 1991). Il n'existe aucune citation de *T. vittatus* fossile.

T. marmoratus, l'actuel triton marbré, ne vit que dans une zone assez limitée : péninsule ibérique, sud-ouest et ouest de la France. *T. vittatus* se rencontre dans le Caucase, dans le nord de l'Anatolie, ainsi que le long de la Méditerranée au voisinage de la Syrie. Le mode de vie de ces deux espèces est typique des tritons : phase aquatique (mares, fossés ...) pendant la période de reproduction, phase terrestre en milieu humide hors de cette période ; cependant *T. vittatus* peut rester à l'eau toute l'année.

Sous-genre ***PALAEOTRITON*** Bolkay, 1928

Triturus aff. ***T. helveticus***

Fig. 7

Matériel. — Environ 750 vertèbres (Sa 23434, Sa 23435, Sa 23436, Sa 23437, Sa 23438, Sa 23439, Sa 23440).

Description. — Ce triton est plus petit que le précédent. Bien que sur quelques grandes vertèbres, la longueur du centrum atteigne 3,1 mm, elle se range, en moyenne, entre 1,3 et 1,8 mm. La neurépine est fine et haute ; sa hauteur atteint la moitié de celle de l'ensemble de la vertèbre (Fig. 7). Les crêtes zygapophysaires sont très marquées. Antérieurement, entre les prézygapophyses, le toit du canal neural s'arque dorsalement et forme un bord antérieur subrectiligne. Postérieurement, une large indentation médiane échancre le bord de l'arc neural ; elle est plus grande sur les vertèbres antérieures. La partie postérieure de l'arc neural se soulève nettement de chaque côté de l'indentation. Les deux processus de chaque support costal, robustes et largement séparés, divergent assez nettement. Ils sont réunis jusqu'à leur extrémité par une lame osseuse. Sur la face ventrale, s'ouvrent de grands foramens subcentraux. Les lames ventrales sont bien développées ; les lames ventrales antérieures peuvent se prolonger sur la face ventrale du centrum. Le condyle, porté par un col assez long, n'est séparé du centrum que par une faible constriction ; cette dernière manque parfois. La surface antérieure du condyle, circulaire ou ovoïde, est plane. La face ventrale du centrum, régulièrement bombée et lisse, devient souvent saillante dans le plan sagittal et forme parfois une carène.

Commentaires. — La hauteur de la neurépine indique l'appartenance au sous-genre *Palaeotriton*. Dans ce sous-genre, *T. montandoni* et *T. boscai* possèdent une neurépine épaisse qui distingue ces deux espèces du triton de Sansan. *T. rohrsi*, espèce du Miocène, a une neurépine plus basse dont le sommet porte une ossification dermique (Estes, 1981). Les trois autres espèces actuelles sont difficiles à séparer ; toutefois la grande hauteur de la neurépine, voisine de la moitié de la hauteur totale de la vertèbre, et la largeur de l'indentation postéro-médiane de l'arc neural s'accordent mieux avec *T. helveticus* qu'avec les deux autres espèces. Le triton de Sansan se particularise cependant par la fréquente saillie de la ligne sagittale de la face ventrale du centrum. Cette caractéristique, dont l'importance systématique ne peut pas être évaluée, ne permet pas de savoir s'il s'agit d'une « forme » attribuable à l'espèce actuelle ou d'une espèce différente mais très proche. C'est pourquoi ce triton est désigné ici comme *Triturus* aff. *T. helveticus*.

T. helveticus, le triton palmé actuel, occupe l'ouest de l'Europe, de l'Écosse au nord de la péninsule ibérique et à l'Elbe. En tant que fossile, cette espèce n'a été signalée que dans le Flandrien d'Angleterre (Holman, 1987). Tout en présentant le mode de vie classique des tritons, l'espèce est relativement ubiquiste ; elle semble liée au climat atlantique (Rage & Saint Girons, 1989).

Source : MNHN, Paris

Triturus sp.

MATÉRIEL. — Plus de 1600 vertèbres (Sa 23441, Sa 23442, Sa 23443, Sa 23444, Sa 23445, Sa 23446, Sa 23447).

La distinction entre les deux espèces du gisement reposant sur la morphologie de la neurépine et cette dernière étant fragile, de nombreuses vertèbres n'ont pas pu être déterminées au niveau spécifique.

ANURA Rafinesque, 1815

Les anoures sont relativement fréquents et diversifiés à Sansan. Cinq familles ont été reconnues : Discoglossidae, Palaeobatrachidae, Pelobatidae, Pelodytidae et Ranidae. Peu de travaux concernent les anoures de Sansan puisque seuls LARTET (1851), VERGNAUD-GRAZZINI & HOFFSTETTER (1972) et HOSSINI (1992) ont étudié ce gisement.

LARTET (1851) a donné une liste de cinq noms, chacun étant accompagné d'une très brève description sans figures ; toutes les espèces étaient rapportées au genre *Rana* : *Rana gigantea*, *R. sansaniensis*, *R. laevis*, *R. rugosa* et *R. pygmaea*. En outre, les spécimens orginaux sont perdus ou non identifiés dans les collections. Comme nous le verrons, la description de *Rana gigantea*, bien que très succinte, permet de rapporter ce nom d'espèce à un anoure du gisement. Par contre, les quatre autres descriptions sont trop insuffisantes pour reconnaître à quel fossile elles correspondent. Par conséquent, *Rana sansaniensis*, *R. laevis*, *R. rugosa* et *R. pygmaea* sont des *nomina dubia*.

VERGNAUD-GRAZZINI & HOFFSTETTER (1972) ont décrit les Palaeobatrachidae du gisement. Leur travail portait sur un matériel très limité dont la quantité a sensiblement augmenté depuis. Enfin, HOSSINI (1992), dans le cadre d'une étude sur les anoures de l'Oligocène supérieur et du Miocène français, a effectué un travail sur Sansan qui sert de base aux présentes descriptions.

Famille DISCOGLOSSIDAE Günther, 1858

Cette famille très primitive ne compte qu'une douzaine d'espèces actuelles réparties entre cinq genres (ou quatre suivant les conceptions). FORD & CANNATELLA (1993) considèrent que la famille est paraphylétique. Mais cette structure phylétique s'appuie sur des caractères dont la distribution taxonomique (articulation sacro-urostylaire mono- ou bicondylaire) ou dont l'homologie (ossifications de la plaque hyobranchiale) sont fausses ou discutables. En revanche, tous les caractères n'ont pas été pris en compte. La famille est donc considérée, ici, au sens traditionnel.

Les Discoglossidae actuels occupent surtout la région paléarctique (y compris l'extrême nord-ouest de l'Afrique) mais ils ont aussi atteint la région orientale. Cependant, l'Amérique du Nord a fourni de très rares fossiles (Jurassique supérieur, ou Crétacé inférieur : EVANS & MILNER, 1993 ; Crétacé terminal : ESTES & SANCHÍZ, 1982b). Le plus ancien Discoglossidé, *Eodiscoglossus oxoniensis*, a été trouvé dans le Jurassique moyen (Bathonien) d'Angleterre (EVANS *et al.*, 1990).

Les principales caractéristiques ostéologiques sont les suivantes : dents présentes sur les prémaxillaires, maxillaires et vomers ; processus alaires de la plaque hyobranchiale très développés ; 8 vertèbres présacrées opisthocoeles à arc neural de type imbriqué ; atlas libre ; vertèbre sacrée à apophyses sacrées plus ou moins élargies et articulation pour l'urostyle mono- ou bicondylaire ; urostyle avec une paire de processus transverses et à crête neurale pouvant être réduite ou absente ; côtes présentes sur les vertèbres 2 à 4 ; ceinture scapulaire arcifère ; scapula courte, partiellement recouverte antérieurement par la clavicule ; condyle de l'humérus décalé latéralement ; fosse cubitale réduite ; complexe sternal triradié.

À Sansan, les Discoglossidae forment une part importante de la faune d'anoures ; ils sont représentés par le genre fossile *Latonia* et peut-être par le genre actuel *Discoglossus*.

Source : MNHN, Paris

Genre *LATONIA* Meyer, 1843

Le genre *Latonia* est fondé sur une grande espèce, *Latonia seyfriedi* Meyer, 1843, du Miocène moyen (MN 7+8, Astaracien) d'Oeningen en Allemagne. La description originale repose sur plusieurs spécimens en connexion et assez complets, mais dont on ne connaît que la face ventrale. Rocek (1994) a récemment réalisé une révision du genre.

Ces dernières années, la tendance a été de rapporter à *Latonia* plusieurs grandes espèces du Tertiaire d'Europe, espèces qui à l'origine n'étaient pas attribuées à ce genre ni, parfois, aux Discoglossidae. Sanchíz & Mlynarski (1979b) ont même placé en synonymie avec *Latonia seyfriedi* (la seule espèce de *Latonia* qu'ils reconnaissent) neuf espèces qui étaient précédemment attribuées à six genres différents, autres que *Latonia*, correspondant à quatre familles distinctes. Ces espèces sont *Rana gigantea*, *R. rugosa* (toutes deux de Sansan) et *R. batthyanyi* (Miocène supérieur, Hongrie), auparavant supposées être des Ranidae, *Pelobates robustus* (Miocène supérieur, Hongrie), *Miopelobates zapfei* (Miocène moyen, Slovaquie) et *M. fejfari* (Miocène inférieur, République tchèque) originellement décrits comme des Pelobatidae, *Neusibatrachus estesi* (Miocène moyen, Slovaquie) qui était attribué aux Palaeobatrachidae, *Discoglossus giganteus* (Miocène moyen, Slovaquie) et *Diplopelturus ruscinensis* (Pliocène inférieur, France) reconnus comme des Discoglossidae dès leur description originale.

À l'exception de *R. batthyanyi*, le placement dans *Latonia* de toutes ces espèces paraît justifié. En revanche, la mise en synonymie avec *L. seyfriedi* de tous ces fossiles est discutable. En effet, parmi les grands Discoglossidae (donc potentiellement attribuables à *Latonia*) de l'Oligocène terminal et du Miocène français, existent des formes dont les os crâniens dermiques possèdent une ornementation et d'autres dont ces os ne sont pas ornés (Hossini, 1992, 1993), ces derniers étant rapportés à deux espèces, *Latonia ragei* et *L. vertaizoni* (Hossini, 1993 ; Rocek, 1994). Il doit donc exister au moins deux espèces, voire deux genres correspondant à ces grands Discoglossidae. Or, les spécimens sur lesquels se fonde l'espèce-type, *Latonia seyfriedi*, ne sont connus que par leur face ventrale ; en d'autres termes, on ne sait pas si les os crâniens de *Latonia seyfriedi* sont ornés, donc on ne sait pas auquel des deux groupes de grands Discoglossidae appartient l'espèce-type du genre. En outre, les os crâniens des espèces placées en synonymie avec *Latonia seyfriedi* ne sont pas toujours connus, c'est-à-dire qu'aucune décision ne peut être prise quant à cette synonymie. La situation est d'ailleurs confuse car, dans le cas d'espèces basées sur plusieurs os isolés, tous les os n'appartiennent pas à l'espèce en question. C'est ainsi que Wettstein-Westersheimb (1955) a fondé *Miopelobates zapfei* sur des os crâniens (les types) et des os postcrâniens. Or, les os crâniens appartiennent aux Discoglossidae alors que les os postcrâniens appartiennent aux Pelobatidae (Sanchíz & Mlynarski, 1979b ; voir ci-dessous).

Ces problèmes ne pourront pas être réglés tant que la face dorsale du spécimen type (Fig. 4 *in* Meyer, 1845 ; Fig. 1 *in* Rocek, 1994) de *L. seyfriedi* n'aura pas été préparée. Provisoirement, nous admettrons que le genre *Latonia* correspond aux grands Discoglossidae du Tertiaire européen (en fait, de l'Oligocène et du Néogène). Ainsi « défini », le genre *Latonia* est connu depuis l'Oligocène terminal (MP 30 ; Hossini, 1992, 1993) jusqu'au Pliocène supérieur (Rocek, 1994). Quatre espèces sont retenues par Rocek (1994) : *Latonia seyfriedi*, *L. gigantea*, *L. ragei* et *L. vertaizoni*.

Deux des espèces de Sansan, décrites par Lartet (1851), *Rana gigantea* et *Rana rugosa*, ont été rapportées à *Latonia seyfriedi* par Sanchíz & Mlynarski (1979b). *R. gigantea* avait déjà été attribuée auparavant à *Latonia*, sans commentaires, par Lydekker (1890) et par Vergnaud-Grazzini & Wenz (1975) ; cette attribution générique est justifiée (voir ci-dessous). Par contre, le placement de *R. rugosa* dans *Latonia* paraît très discutable. D'après la description de Lartet (1851), les maxillaires seraient « ... hérissés d'aspérités sur leur face externe ; ce qui leur donne un aspect celluleux ; ... ». Des maxillaires « hérissés d'aspérités » peuvent appartenir à *Latonia*, en revanche, l'aspect « celluleux » de l'ornementation évoque beaucoup plus les Pelobatidae, famille aussi présente à Sansan. Cette contradiction se retrouve curieusement dans l'article de Sanchíz & Mlynarski (1979b) qui placent *Rana rugosa* parmi les synonymes de *Latonia seyfriedi* (p. 158, tabl. II) mais qui supposent qu'elle appartient aux Pelobatidae,

Source : MNHN, Paris

plus exactement *Eopelobates*, quelques lignes plus loin (p. 159). La trop brève et presque contradictoire description de *R. rugosa* par LARTET ne permet pas de placer cette espèce dans *Latonia* comme l'avait fait KUHN (1938) sous le nom de *Latonia rugosa*, ni de considérer qu'il s'agit d'un synonyme de *Latonia gigantea* comme le pensait LYDEKKER (1890). *Rana rugosa* est donc considérée comme un *nomen dubium*. De toute façon, le nom *Rana rugosa* Lartet, 1851 est préoccupé par *Rana rugosa* Temninck & Schlegel, 1838, une espèce actuelle.

À Sansan, une grande espèce de Discoglossidae, donc attribuable à *Latonia*, domine la faune d'anoures. *Rana gigantea*, l'une des espèces décrites par LARTET, correspond à cette grande forme. La diagnose originale, bien que brève, ne laisse aucun doute : « Espèce de 12 à 15 pouces de longueur totale, approchant des dimensions de la grande grenouille d'Amérique. Maxillaires supérieurs dentés, leur apophyse montante très développée et leur face externe grenue ou chagrinée... ». La taille de 32 à 40 cm environ (très probablement du museau à l'extrémité des pattes), associée à une ornementation « grenue ou chagrinée », permet en effet de reconnaître *Rana gigantea* dans le grand Discoglossidé du gisement. Le fait que Lartet signale cette espèce comme courante confirme cette attribution. Ce grand Discoglossidé est donc *Latonia gigantea* (LARTET, 1851). Cette espèce était connue, jusqu'à présent, par la très brève description fournie par LARTET ; puis ROCEK (1994) s'est intéressé à des aspects ontogéniques concernant le frontopariétal et le maxillaire et a figuré diverses pièces. Nous en donnons, ici, la première vraie description et nous en désignons un néotype.

Il est possible que *Latonia gigantea* tombe en synonymie avec *L. seyfriedi* quand le spécimen type de cette dernière espèce aura été préparé, si toutefois une telle préparation s'avère possible. Cependant, la comparaison ne peut pas être faite actuellement et nous admettrons que *L. gigantea* est une espèce valide.

REMARQUE PRÉLIMINAIRE. — ROCEK (1994) a utilisé le manuscrit de cet article lors de sa révision de *Latonia*. Normalement, le présent article aurait dû paraître avant celui de ROCEK. Avant sa publication, notre manuscrit a pu être mis à jour en 1995 et nous avons pu tenir compte de l'article de ROCEK. Ceci explique les citations croisées entre les deux articles.

ESPÈCE-TYPE. — *Latonia seyfriedi* Meyer, 1843. Astaracien (MN 7/8, Miocène moyen), Allemagne.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — *L. gigantea* (Lartet, 1851), Orléanien (MN 4, Miocène inférieur) à Ruscinien (MN 15, Pliocène inférieur), Europe ; *L. ragei* Hossini, 1993, Arvernien (MP 30, Oligocène terminal) et Agénien (MN 2, Miocène inférieur) ; *L. vertaizoni* (Friant, 1944), Oligocène supérieur et peut-être Miocène inférieur, France.

Latonia gigantea (Lartet, 1851)

Fig. 8-22

Rana gigantea Lartet, 1851 : 41. — GERVAIS, 1859 : 496, pl. 64 : fig. 24.
Rana sansaniensis Gervais, 1859 : pl. 64 : fig. 23.
Latonia gigantea : LYDEKKER, 1890 : 129. — VERGNAUD-GRAZZINI & WENZ, 1975 : 32. — HOSSINI, 1992 : 100-105, fig. 16A, figs 17-19.
pars Pelobates robustus : BOLKAY, 1913 : 219, pl. 11 : fig. 1.
Discoglossus giganteus Wettstein-Westersheimb, 1955 : 808-809, pl. 1 : fig. 1.
pars Miopelobates zapfei : WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, 1955 : 812-813, pl. 2 : fig. 3.
Miopelobates robustus : ESTES, 1970 : 328.
Neusibatrachus estesi : SPINAR, 1975a : 62-64 ; pl. II : fig. 2-4 ; pl. III : fig. 2 ; pl. IV : fig. 5, 6.
Miopelobates fejfari : SPINAR, 1975b : 41-45 ; fig 1a ; pl. I : figs 1,2 ; pl. II.
Miopelobates zapfei : SPINAR, 1975b : 42-43 ; pl. I : figs 3-4 ; fig. 5B.
Discoglossus giganteus : MLYNARSKI, 1976 : 4-8, fig. 2, pl. I.
Latonia zapfei : SPINAR, 1976 : 287, fig. 3a.
Latonia fejfari : SPINAR, 1976 : 287, fig. 3b.
? *Latonia kolebabi* : SPINAR, 1976 : 287, fig. 3c.
? *Latonia kolebabi* : SPINAR, 1978 : 292-301, pl. LXIV, pl. LXV.
Latonia cf. *seyfriedi* : SANCHÍZ & MLYNARSKI, 1979b : 154-159, fig. 1.
? *Latonia* cf. *seyfriedi* : SANCHÍZ *in* MLYNARSKI *et al.*, 1982 : 109.

Source : MNHN, Paris

Latonia seyfriedi : MLYNARSKI, 1984 : 133.
Latonia cf. *L. fejfari* : HOSSINI, 1992 : 88-100, fig. 10-15.
pars Latonia gigantea : ROCEK, 1994 : 732-737, fig. 6 ; figs 7A-F ; figs 8A, B, D ; fig. 9D ; fig. 11 ; figs 12 G-I ; figs 13 A-E ; fig. 14 H ; fig. 15C ; figs 16A, C, F ; figs 17H, I ; figs 18A, B ; pl. 1.

DIAGNOSE. — Discoglossidé de grande taille dont les os postcrâniens ne sont pas différents de ceux de l'espèce-type *Latonia seyfriedi*. Frontopariétal impair, sans foramens postérieurs pour les artères céphaliques, mais foramen pariétal présent. Face dorsale du frontopariétal ornée de petits tubercules disposés sans ordre dans la partie postérieure et moyenne, mais organisés en crêtes irrégulières et divergentes vers l'avant dans la partie antérieure. Processus zygomatique du maxillaire portant une ornementation faite de crêtes et tubercules approximativement arrangés en arcs très refermés, parallèles et emboîtés, à ouverture postéro-dorsale.

La diagnose proposée ici ne peut être que provisoire en attendant la préparation, si elle est possible, du spécimen type de *Latonia seyfriedi* dont l'ornementation, si elle existe, est inconnue.

NÉOTYPE (désigné ici). — Un frontopariétal dont la partie postérieure est brisée (MNHN, Sa 23448). Sansan, Gers, France ; Astaracien (MN 6), Miocène moyen. [Remarque : ROCEK (1994), citant notre manuscrit, a indiqué par erreur que ce frontopariétal est un lectotype. Il ne peut s'agir d'un lectotype puiqu'il n'existait pas de syntypes à l'origine].

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *Latonia gigantea* est connue dans le Miocène inférieur (MN 4 ; Orléanien) en République tchèque, dans le Miocène moyen (Astaracien) en France (MN 6, MN 7+8), Slovaquie (MN 6) et Pologne (MN 7+8), dans le Miocène supérieur en Ukraine (MN 9 ; Vallésien) et en Hongrie (MN 13 ; Turolien). Elle est peut-être présente dans le Pliocène inférieur (MN 15 ; Ruscinien) en Slovaquie.

MATÉRIEL. — Le néotype (Sa 23448), 9 frontopariétaux fragmentaires (Sa 23464, Sa 23489), 3 frontopariétaux d'individus jeunes (Sa 23453, Sa 23465), 12 oticoccipitaux (Sa 23466), 7 prémaxillaires (Sa 23467), 169 maxillaires incomplets (Sa 23450, Sa 23452, Sa 23468, Sa 23483, Sa 23484), 5 angulaires *s.l.* (Sa 23451, Sa 23469), 5 fragments d'os crâniens dermiques (Sa 23463, Sa 23488), 13 atlas (Sa 23454, Sa 23470), 94 vertèbres présacrées (Sa 23457, Sa 23471, Sa 23481, Sa 23482), 31 vertèbres sacrées (Sa 23458, Sa 23473, Sa 23490), 23 urostyles (Sa 23449, Sa 23472), 5 scapulas (Sa 23459, Sa 23474), 3 coracoïdes « normaux » (Sa 23455, Sa 23475), 1 coracoïde coudé (Sa 23456), 20 ilions (Sa 23460, Sa 23461, Sa 23476, Sa 23485), 37 humérus (Sa 23462, Sa 23477, Sa 23486), 21 radio-ulnas (Sa 23478), 35 tibio-fibulas (Sa 23479, Sa 23487), 13 fémurs (Sa 23480), un bloc comprenant divers fragments crâniens, 1 frontopariétal, 1 fragment de maxillaire, 1 atlas, 1 vertèbre, 2 angulaires *s.l.* et 1 ilion (Sa 23491).

DESCRIPTION. Néotype. — Il s'agit d'un frontopariétal impair (Fig. 8), allongé et d'assez grande taille. Bien que la partie la plus postérieure manque, l'os dépasse 24 mm de longueur. La face dorsale est plane et porte une ornementation dermique faite de petits tubercules. Dans les parties postérieure et moyenne, les tubercules se disposent de façon aléatoire, ils semblent plus denses dans la partie moyenne que postérieurement. Antérieurement, les tubercules s'organisent en crêtes irrégulières, parfois anastomosées, qui divergent en éventail vers l'avant. Cependant, la zone de tubercules non ordonnés remonte, de chaque côté, vers l'avant en suivant les bords latéraux, encadrant ainsi la zone de tubercules ordonnés. Une petite dépression assez marquée se situe approximativement au centre de l'os ; bien qu'elle ne s'ouvre pas sur la face ventrale, elle pourrait correspondre au vestige d'un foramen pariétal. Le bord antérieur forme une large saillie médiane ; de chaque côté de cette dernière, un fort processus, non orné et portant une carène basse mais nette, s'oriente antérieurement (le processus droit est incomplet). Ces processus devaient supporter les nasaux, assurant une connexion forte avec ces derniers.

La face ventrale présente de larges tectums supraorbitaires. Le reste de cette face (= *pars contacta* + *incrassatio frontoparietalis* ; ROCEK, 1980a) est étroite et s'étrangle postérieurement. Seule la partie antérieure de l'empreinte endocrânienne (= endocranial pattern : SPINAR, 1976 ; *incrassatio frontoparietalis* : ROCEK, 1980b) subsiste ; elle se compose d'une longue surface étroite et ovoïde qui occupe la plus

Source : MNHN, Paris

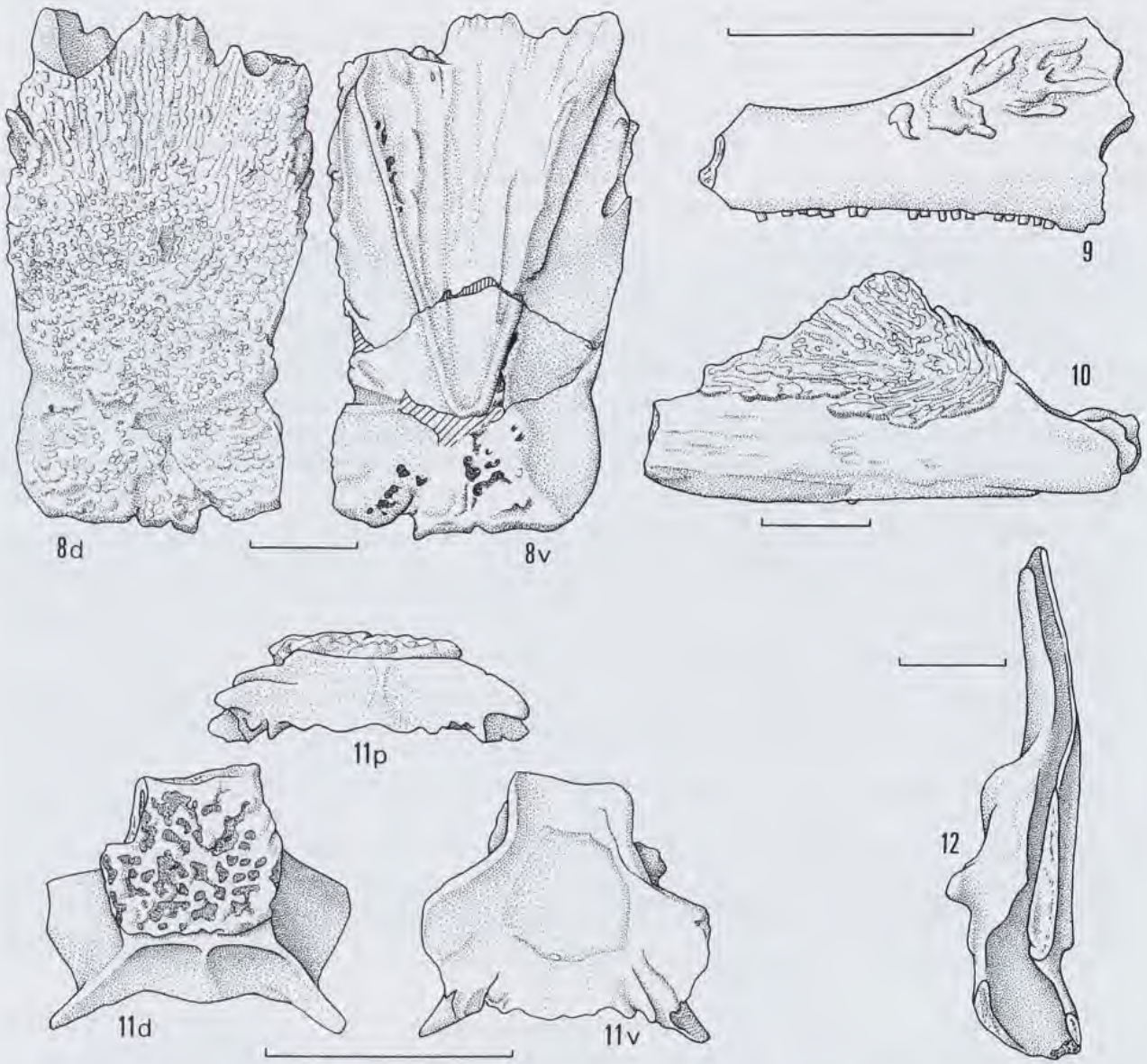


FIG. 8-12. — *Latonia gigantea* : **8**, frontopariétal, néotype, Sa 23448 (d : face dorsale, v : face ventrale) ; **9**, maxillaire gauche, individu non adulte, Sa 23452, face latérale ; **10**, maxillaire droit, individu adulte, Sa 23450, face latérale ; **11**, partie postérieure d'un frontopariétal, individu jeune, Sa 23453 (p : face postérieure, d : face dorsale, v : face ventrale) ; **12**, angulaire *s.l.* droit, Sa 23451, face dorsale. Échelle = 5 mm.

FIGS 8-12. - Latonia gigantea , ***8**, frontoparietal, Neotype, Sa 23448 (d : dorsal view, v : ventral view) ; **9**, left maxillary, non adult individual, Sa 23452, lateral view ; **10**, right maxillary, adult individual, Sa 23450, lateral view ; **11**, posterior part of a frontoparietal, juvenile individual, Sa 23453 (p : posterior view, d : dorsal view, v : ventral view) ; **12**, right angular* s.l., *Sa 23451, dorsal view. Scale bars represent 5 mm.*

grande partie de la longueur de l'os ; ses limites deviennent incertaines antérieurement. La partie postérieure de l'empreinte est inconnue, cette zone étant très détériorée sur le néotype ; de même, il n'existe aucune trace des lames descendantes qui devaient exister postérieurement.

Autres frontopariétaux. — Quelques autres frontopariétaux, généralement des fragments, sont disponibles. Aucun des spécimens appartenant à des adultes ne donne d'information sur la partie

Source : MNHN, Paris

postérieure de l'empreinte endocrânienne. Sur l'un d'entre eux, la petite dépression dorsale communique avec un très petit foramen s'ouvrant sur la face ventrale ; ceci confirme la présence d'un foramen pariétal.

Trois frontopariétaux incomplets appartiennent à de jeunes individus ; ils ne correspondent qu'à des parties postérieures (Fig. 11), contrairement à ceux qui représentent des adultes. Ils possèdent de minces et courtes lames descendantes, postérieure et latérales. L'ornementation, naissante, comprend des tubercules très bas et anastomosés. Sur la face ventrale, l'empreinte endocrânienne (en fait, la partie postérieure de l'empreinte qui subsiste seule) prend la forme d'une surface unique, bien limitée ; elle était nettement distincte de la longue surface antérieure visible seulement sur les spécimens adultes à Sansan. Une telle empreinte endocrânienne, comprenant une surface antérieure distincte d'une surface postérieure, correspond bien aux Discoglossidae (SPINAR, 1976, 1978). Ces frontopariétaux appartenant à de jeunes individus pourraient être confondus avec des Pelobatidae en raison de leur ornementation non encore typique de *Latonia* et des lames descendantes morphologiquement voisines dans les deux familles. Mais l'empreinte endocrânienne des Pelobatidae comprend une unique surface s'étalant de la partie antérieure à la partie postérieure de l'os (SPINAR, 1976). En outre, sur la face postérieure, existent, chez les Pelobatidae, des foramens pour les artères céphaliques ; ces foramens manquent sur les spécimens de Sansan, ce qui s'accorde avec *Latonia* (SPINAR & TATARINOV, 1986).

Maxillaires. — Les maxillaires sont fréquents mais aucun n'est complet, la partie antérieure manquant toujours (Fig. 9, 10). Ils se caractérisent par leur robustesse et leur grande taille. Aucune mensuration ne peut être donnée puisqu'ils sont toujours fragmentaires ; toutefois, le plus complet d'entre eux, d'observation difficile car engagé dans le sédiment, atteint 55 mm bien que ses extrémités antérieure et postérieure manquent. Médialement, ces maxillaires portent une épaisse lame horizontale rectiligne qui surmonte la rangée dentaire ; dans la région postérieure, un fort processus ptérygoïde se développe à partir de cette lame. La rangée dentaire dépasse postérieurement le processus ptérygoïde. Le processus zygomatique, bien développé, porte une ornementation sur sa face latérale. Cette ornementation n'atteint pas le bord ventral de l'os. Elle se compose de crêtes basses et de tubercules dont la disposition générale apparaît approximativement comme un ensemble d'arcs très refermés, parallèles et emboîtés, dont la concavité s'oriente postéro-dorsalement (Fig. 10). Cette disposition devient souvent désordonnée dans la partie ventrale et antéro-ventrale de la zone ornementée où les tubercules dominent. Sur certains spécimens, l'ornementation s'étend antérieurement, un peu au-delà du processus zygomatique ; elle peut alors former une petite plage nettement détachée de la zone ornementée principale. Apparemment, l'ornementation ne recouvrait pas le reste du maxillaire. Postéro-dorsalement, sur sa face mésiale, le processus zygomatique portait une facette articulaire pour le squamosal. Quelques rares spécimens conservent des restes du processus palatin ; ce dernier apparaît sous la forme d'une crête oblique, assez développée et située sur la face mésiale, antérieurement à la marge orbitaire.

Notons que GERVAIS (1859) a figuré un maxillaire qu'il attribue à *Rana sansaniensis* Lartet (pl. 64, fig. 23). Rien ne démontre que ce maxillaire appartenait à *R. sansaniensis* dont la description originale est insuffisante. En revanche, la figure montre qu'il peut être rapporté à *L. gigantea*, *R. sansaniensis* restant un *nomen dubium*.

Oticoccipital. — Tous les oticoccipitaux sont très abîmés ; ils ne peuvent pas être décrits. L'attribution aux Discoglossidae se fonde sur la présence d'une très longue projection latérale (*ramus lateralis*, SPINAR, 1978). La taille de ces os est compatible avec celle de *Latonia*.

Angulaire s.l. — Cet os constitue la partie proximale de la mandibule. Un profond *sulcus Meckeli* parcourt la face latérale dans les parties antérieure et moyenne, mais il passe sur la face dorsale dans la partie postérieure où il s'élargit fortement sur l'extrémité spatulée. Le processus coronoïde est aplati latéralement, court, mais relativement proéminent ; il s'oriente dorso-mésialement. Le processus paracoronoïde se situe antérieurement et légèrement ventralement au processus coronoïde ; il se présente sous la forme d'une courte lame s'orientant mésialement (Fig. 12). Sur la face latérale, une dépression s'étend sous la spatule postérieure et sous les processus coronoïde et paracoronoïde ; ventralement, elle est limitée par la crête mandibulaire externe.

Source : MNHN, Paris

Vertèbres. — Un seul atlas complet est connu (Fig. 13) ; pour les autres, ne subsiste que le centrum. Leur nature opisthocoele et leur taille ne laissent aucun doute sur l'attribution. La disposition des cotyles occipitaux présente, en général, le type II de LYNCH (1971) mais ils peuvent approcher le type III (fusion sagittale des deux cotyles) et tous les intermédiaires existent. Dans l'ensemble, les cotyles sont bien séparés sur les petits atlas mais ils ont tendance à se rejoindre sur les plus gros. La face ventrale du centrum est faiblement concave et porte une petite carène sagittale ; une telle carène a été notée chez le Discoglossidé du Miocène moyen de Przeworno I (MN 7+8 ; Pologne) que SANCHÍZ & MŁYNARSKI (1979b) ont signalé comme *Latonia* cf. *seyfriedi* mais qui, en réalité, se rapporte à *L. gigantea* (voir ci-dessous). L'arc neural, court et relativement étroit, s'élève fortement postérieurement ; il porte une carène neurale nette. Les postzygapophyses se dégagent bien de l'arc neural.

Les vertèbres présacrées (= vertèbres dorsales) sont typiques du « groupe *Discoglossus* » (Fig. 19). Le centrum, opisthocoele, est régulièrement cylindrique et le cotyle et le condyle sont circulaires ; l'arc neural, long (type imbriqué), se relève nettement postérieurement et une carène neurale est présente. Postérieurement, il forme une pointe médiane qui, avec la forte projection postérieure des postzygapophyses, donne aux vertèbres une allure caractéristique.

Les vertèbres sacrées sont incomplètes, les apophyses sacrées étant toujours brisées (Fig. 20). Le centrum, opisthocoele, porte postérieurement deux condyles d'articulation pour l'urostyle. Les bases des apophyses sacrées, qui subsistent sur quelques vertèbres, font supposer, par leur étalement et leur orientation, que ces apophyses ne devaient pas être très différentes de celles de *Discoglossus*.

Urostyle. — Les urostyles possèdent une crête neurale basse antérieurement mais qui s'élève à mi-longueur de l'os (Fig. 14). Une paire de courts processus transverses est présente antérieurement ; ces processus, qui se dirigent postéro-latéralement, peuvent être étroits ou relativement étalés horizontalement. Sur certains urostyles, une petite lame horizontale se développe de chaque côté, derrière les processus transverses.

Scapula. — Par leur dimension dorso-ventrale très courte, les scapulas s'accordent bien avec les Discoglossidae (Fig. 17). Sur tous les spécimens disponibles, la *pars glenoidalis* est brisée mais il apparaît clairement qu'elle était séparée de la *pars acromialis* par une échancrure. Sur la face interne, une crête oblique se dirige vers la *pars glenoidalis* et devait se prolonger sur cette dernière. Le bord antérieur s'amincit dans sa partie moyenne, il forme ainsi une lame (*tenuitas cranialis*, SPINAR, 1975a).

Coracoïdes. — Quatre coracoïdes appartenant à des Discoglossidae de grande taille sont connus ; ils présentent deux morphologies différentes. L'une d'entre elles (trois coracoïdes) correspond à la morphologie typique des Discoglossidae : *pars glenoidalis* dilatée formant à son extrémité une surface étendue, subcirculaire (une légère troncature apparaissant antérieurement) ; *pars epicoracoidalis* aplatie et peu élargie ; ces deux parties sont reliées par un segment moyen très étroit, légèrement arqué postérieurement (Fig. 16).

Le quatrième coracoïde ne s'arque pas légèrement mais forme un coude de 90° environ (Fig. 15). Hormis ce coude, il se distingue des spécimens précédents par la plus grande robustesse du segment moyen et probablement par l'étalement plus important de la *pars epicoracoidalis* dont ne subsiste qu'une partie. Ce coracoïde pourrait être considéré comme pathologique si un tel os n'avait déjà été décrit chez un Discoglossidé du Pliocène, *Diplopelturus ruscinensis* (RAGE & VERGNAUD-GRAZZINI, 1972), que ROCEK (1994) rapporte maintenant à *Latonia*. De plus, dans le Miocène moyen de la Grive, le même problème se pose (HOSSINI, 1992) : tous les os attribués à *L. gigantea* (*L.* cf. *L. fejfari* pour HOSSINI, 1992), à l'exception du coracoïde, ont une morphologie homogène et le coracoïde présente les deux mêmes morphologies qu'à Sansan. Mais à la Grive, sur quatre coracoïdes connus, trois sont coudés. Il devient ainsi difficile de supposer qu'il s'agit d'un cas pathologique. Enfin, les deux spécimens les plus complets de *L. seyfriedi* figurés par MEYER (1845, pl. 4 et pl. 6, fig. 1) présentent, chacun, l'une de ces morphologies.

On peut supposer qu'un dimorphisme sexuel est impliqué, mais on ne connaît pas de cas équivalent dans les autres genres actuels ou fossiles. Malheureusement, sur les deux spécimens de *L. seyfriedi*, il n'est pas possible de reconnaître le sexe car les humérus ne se présentent pas sous un angle favorable. Peut-être ce caractère a-t-il une valeur spécifique. Mais cela signifierait qu'à Sansan, Oeningen

Source : MNHN, Paris

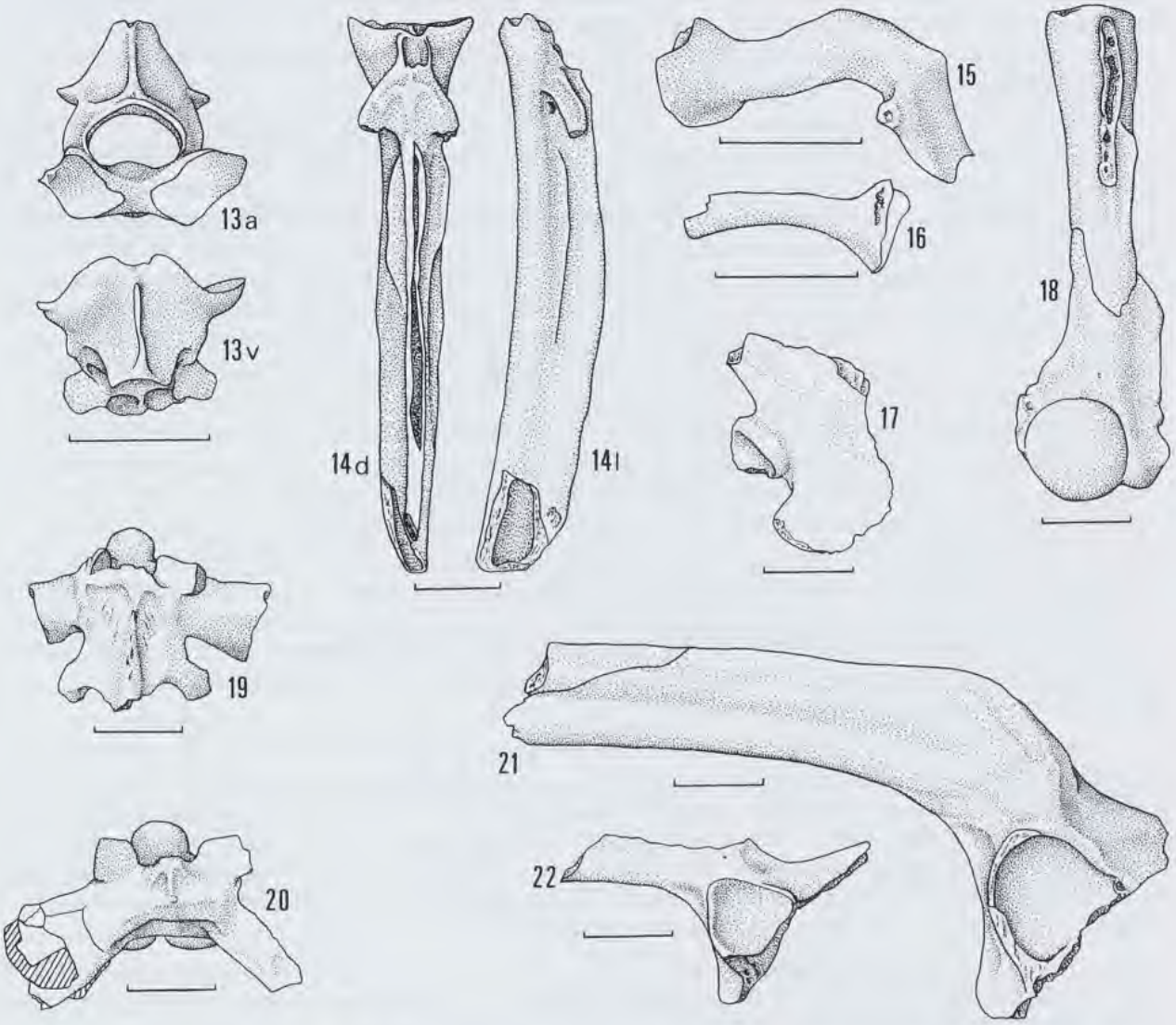


FIG. 13-22. — *Latonia gigantea* : **13**, atlas, Sa 23454 (a : face antérieure, v : face ventrale) ; **14**, urostyle, Sa 23449 (d : face dorsale, l : face latérale) ; **15**, coracoïde droit « coudé », Sa 23456, face ventrale ; **16**, coracoïde gauche « normal », Sa 23455, face ventrale ; **17**, scapula droite, Sa 23459, face latérale ; **18**, humérus droit, Sa 23462, face ventrale ; **19**, vertèbre présacrée, Sa 23457, face dorsale ; **20**, vertèbre sacrée, Sa 23458, face dorsale ; **21**, ilion gauche, Sa 23460, face latérale ; **22**, ilion gauche, Sa 23461, face latérale. Échelle = 5 mm.

FIGS 13-22. — Latonia gigantea *: **13**, atlas, Sa 23454 (a : anterior view, v : ventral view) ; **14**, urostyle, Sa 23449 (d : dorsal view, l : lateral view) ; **15**, right « kneed » coracoid, Sa 23456, ventral view ; **16**, left « normal » coracoid, Sa 23455, ventral view ; **17**, right scapula, Sa 23459, lateral view ; **18**, right humerus, Sa 23462, ventral view ; **19**, presacral vertebra, Sa 23457, dorsal view ; **20**, sacral vertebra, Sa 23458, dorsal view ; **21**, left ilium, Sa 23460, lateral view ; **22**, left ilium, Sa 23461, lateral view. Scale bars represent 5 mm.*

et la Grive, deux espèces coexistent et que, dans chacun de ces trois gisements, la distinction spécifique ne se manifesterait que sur le coracoïde. En définitive, il paraît plus plausible de supposer l'existence d'un dimorphisme sexuel touchant le coracoïde que d'envisager la présence de deux espèces.

Humérus. — La morphologie est très typique des Discoglossidae du « groupe *Discoglossus* » (Fig. 18). L'os, robuste, porte un condyle sphérique (*caput humeri*) légèrement déplacé latéralement. Au-dessus du condyle, la fosse cubitale est réduite et peu profonde. Une crête ulnaire, toujours bien développée

Source : MNHN, Paris

(surtout chez les mâles), surmonte l'épicondyle ulnaire. Ce dernier, bien que fort, ne dépasse pas le bord du condyle distalement. La crête ulnaire s'étale mésialement. Les crêtes ventrale et paraventrale sont souvent brisées et n'apparaissent que sur un humérus ; elles occupent leur situation normale, sur la partie proximale et moyenne de la diaphyse.

Ilions. — La *pars ascendens* (= expansion supraacétabulaire) s'étire longuement en direction postérieure (Fig. 22). Il s'agit d'une caractéristique des Discoglossidae ; il est possible de préciser que ce très fort allongement relevé chez *L. gigantea* correspond à celui qui se rencontre chez les espèces du « groupe *Discoglossus* » et chez *Alytes*. La *pars descendens* (= expansion subacétabulaire), est très réduite, ce qui constitue un autre caractère de la famille. Il existe une crête iliaque (= *vexillum* ; Böhme, 1977) bien développée et s'inclinant légèrement en direction mésiale ; chez les Discoglossidae, cette crête ne se rencontre que chez les membres du « groupe *Discoglossus* ». Le *tuber superius* correspond à l'épaississement du bord postérieur de la crête iliaque ; il est allongé, pas très épais et, dorsalement, ne dépasse pas significativement le bord de la crête (Fig. 21). Le *tuber superius* forme avec la *pars ascendens* un angle plus ouvert que chez *Discoglossus*. À la base du *tuber superius*, au-dessus de l'acétabulum, se situe une petite fosse supraacétabulaire. L'acétabulum est grand et bien délimité, sauf dans sa partie postéro-dorsale sur les plus gros ilions ; il n'est pas semi-circulaire mais relativement allongé suivant un axe postéro-ventral à antéro-dorsal. Il existe un très petit tubercule interiliaque sur la face mésiale. À la jonction de la *pars cylindriformis* et de la *pars descendens* se trouve une petite fosse préacétabulaire.

Autres ossements. — Divers os, de détermination généralement difficile ou impossible, sont rapportés à *L. gigantea* en raison de leur taille. Il s'agit des radio-ulnas, tibio-fibulas et des fémurs. La section proximale des tibio-fibulas pourrait être significative au niveau familial pour les Discoglossidae ; tibia et fibula ont une section elliptique et le grand axe de chacun se situe approximativement dans le prolongement de l'autre. Les radio-ulnas possèdent une extrémité distale très aplatie et très large, la partie radiale étant plus épaisse que la partie ulnaire.

Commentaires. — Il faut noter qu'en raison des problèmes de synonymie posés par les grands Discoglossidae, la description de *Latonia gigantea* a été faite pratiquement « dans l'absolu », sans comparaisons avec les autres espèces appartenant au genre. Nous savons cependant que *L. gigantea* se distingue, par la présence d'ornementation sur les maxillaires, de *L. ragei* et de *L. vertaizoni* dont le maxillaire n'est pas orné (et dont les frontopariétaux ne sont pas connus). Il conviendra maintenant d'établir si l'espèce de Sansan tombe en synonymie avec *Latonia seyfriedi*, dans la mesure où une préparation et une révision de cette dernière est possible.

Rocek (1994) a placé divers taxons dans la synonymie de *Latonia gigantea*. Pour certains d'entre eux, la synonymie ne paraît pas douteuse. Il a ainsi considéré *Miopelobates fejfari* du Miocène inférieur (MN 4) de Dolnice, en République tchèque, comme un synonyme de *L. gigantea*. Cette espèce a été décrite par Spinar (1975b) qui l'attribuait aux Pelobatidae. L'ornementation du frontopariétal de *M. fejfari* est semblable à celle de *L. gigantea*. Toutefois, chez *M. fejfari*, dans la partie postérieure de l'os, les tubercules ont tendance à s'anastomoser. À Sansan, ces mêmes tubercules sont nettement plus individualisés mais quelques-uns d'entre eux s'anastomosent. Cette faible différence ne paraît pas suffisante pour rejeter *M. fejfari* de la synonymie de *L. gigantea*.

Wettstein-Westersheimb (1955) a fondé *Miopelobates zapfei* sur une série d'os crâniens, désignés comme étant les types (donc syntypes), du Miocène moyen (MN 6) de Devínska Nová Ves (gisement qu'il nommait Neudorf a. d. March) en Slovaquie. Il a aussi attribué à cette espèce une série d'os postcrâniens. *Miopelobates zapfei* était considéré comme un Pélobatidé. En réalité, les os crâniens sont ceux d'un Discoglossidé et l'ornementation du frontopariétal montre qu'ils appartiennent à *Latonia gigantea*. *M. zapfei* tombe donc en synonymie avec cette dernière espèce. Par contre, les éléments postcrâniens attribués à *Miopelobates fejfari* par Wettstein-Westersheimb sont bien des os de Pelobatidae ; ils ne peuvent pas être rapportés à *L. gigantea*.

Wettstein-Westersheimb (1955), dans le même travail, a décrit un Discoglossidé de Devínska Nová Ves sous le nom de *Discoglossus giganteus*. À cette espèce, il attribuait un angulaire *s.l.*, un fragment

Source : MNHN, Paris

de parasphénoïde et divers os postcrâniens. À l'exception du parasphénoïde qui, incomplet, ne semble pas déterminable, tous ces éléments montrent la morphologie typique des Discoglossidae. Leur taille s'accorde avec celle des os crâniens de *Miopelobates zapfei* du même gisement et ils appartiennent donc très probablement à la même espèce, c'est-à-dire *Latonia gigantea*. [Remarque : *Discoglossus giganteus* Wettstein-Westersheimb, 1955 étant transféré au genre *Latonia*, l'espèce devient *Latonia gigantea* (Wettstein-Westersheimb, 1955) *non* (Lartet 1851), homonyme récent et synonyme de *Latonia gigantea* (Lartet, 1851)].

Une scapula de ce même gisement de Devínska Nová Ves a été attribuée au genre *Neusibatrachus* par SPINAR (1975a). *Neusibatrachus* est un genre dont l'espèce-type, *N. wilferti*, provient du Jurassique supérieur ou du Crétacé inférieur d'Espagne. Longtemps attribué aux Palaeobatrachidae, ce taxon doit en réalité être rejeté de cette famille (voir ci-dessous). SPINAR avait basé une nouvelle espèce, *Neusibatrachus estesi*, sur cette scapula. Cet os montre la morphologie typique des Discoglossidae et il doit appartenir au grand Discoglossidé du gisement, donc à *Latonia gigantea*.

Dans le Miocène moyen (MN 7+8) de la Grive (France), figure une *Latonia* nommée *Latonia* cf. *L. fejfari* par HOSSINI (1992). Les frontopariétaux de la Grive montrent une ornementation semblable à celle de *Miopelobates fejfari*, avec anastomoses entre tubercules dans la partie postérieure de l'os. Comme *M. fejfari*, la forme de la Grive peut donc être attribuée à *L. gigantea*.

Bien que non signalé dans la synonymie de ROCEK (1994), le Discoglossidé du Miocène moyen (MN 7+8) de Przeworno 2 (Pologne) semble bien appartenir à *L. gigantea*. Signalé successivement comme *Discoglossus giganteus* par MLYNARSKI (1976), *Latonia* cf. *seyfriedi* par SANCHÍZ & MLYNARSKI (1979b) et, enfin, comme *Latonia seyfriedi* par MLYNARSKI (1984), le fossile possède un maxillaire partiellement orné (le frontopariétal n'est pas connu). Ce fossile s'accorde bien avec *Latonia gigantea*.

ROCEK (1994) a reconnu *Latonia gigantea* dans le Miocène supérieur (MN 9) de Gritsev (Ukraine). La reconnaissance de l'espèce, bien représentée par divers éléments, ne semble pas poser de problème. Ce fossile n'avait pas été signalé auparavant.

Pelobates robustus, du Miocène supérieur de Polgárdi (MN 13, Hongrie), décrit par BOLKAY (1913), possède un maxillaire dont l'ornementation est identique à celle de *L. gigantea* (le frontopariétal n'est pas connu). ROCEK (1994) s'est appuyé sur cette ornementation pour mettre les deux espèces en synonymie. Parmi les restes de Polgárdi rapportés à *P. robustus* par BOLKAY, les prémaxillaires et angulaires *s.l.* semblent effectivement appartenir à ce même Discoglossidé. Par contre, l'ilion est bien caractéristique des Pelobatidae ; il ne peut pas être rapporté à *L. gigantea*.

SANCHÍZ (*in* MLYNARSKI *et al.*, 1982) a brièvement signalé *Latonia*, sous le nom de *Latonia* cf. *seyfriedi*, dans le Miocène moyen (MN 7+8) d'Opole, en Pologne. MLYNARSKI (1984) a ensuite nommé ce fossile *Latonia seyfriedi*. La seule indication quelque peu précise, l'existence d'une sculpture sur les fragments d'os crâniens, permet d'envisager un rapprochement avec *L. gigantea*. WEGNER (1913, pl. XII : figs 2, 3) a figuré un maxillaire d'anoure d'Opole qui montre une curieuse ornementation. Ce maxillaire est couvert de tubercules jusqu'à son bord ventral. Comme l'a supposé SANCHÍZ (op. cit.), il s'agit sans doute d'une erreur de dessin ; le matériel étant maintenant perdu, aucune vérification n'est possible. Le Discoglossidé d'Opole pourrait se rapporter à *Latonia gigantea*, mais une étude plus détaillée de ce fossile est nécessaire pour affirmer cette synonymie.

SPINAR (1976, fig. 3c) a figuré, sans description, la face ventrale d'un frontopariétal qu'il attribuait à une nouvelle espèce, *Latonia kolebabi*. Ce fossile provient du Pliocène inférieur (MN 15) d'Ivanovce (Slovaquie). La description a été publiée plus tard (SPINAR, 1978). L'ornementation du frontopariétal de cette espèce ne diffère pas de celle de *L. gigantea*. Toutefois, le frontopariétal du fossile pliocène est nettement plus étroit que celui des formes du Miocène même si, comme l'a fait remarquer ROCEK (1994), les tectums supraorbitaires semblent brisés. Cette espèce a été placée en synonymie avec *L. gigantea* par ROCEK (1994), mais cette synonymie ne peut être acceptée qu'avec réserve.

Parmi les synonymes de *L. gigantea*, ROCEK (1994) a aussi placé *Rana batthyanyi* Bolkay, 1913, de Polgárdi (MN 13, Miocène supérieur) en Hongrie. Mais seule la taille, critère pris en compte par ROCEK,

Source : MNHN, Paris

permet un rapprochement avec *Pelobates robustus*, donc *L. gigantea*, du même gisement. BOLKAY a basé cette espèce sur des maxillaires, des ilions et des fragments d'autres os. Le maxillaire, bien qu'assez grand, ne porte aucune trace d'ornementation, ce qui permet de rejeter cette espèce de la synonymie de *L. gigantea*. L'ilion de *R. batthyanyi* ne permet pas de conclusions. ROCEK a aussi inclus dans la synonymie de *L. gigantea*, un anoure du Pliocène inférieur (MN 14) de Kuchurgan (Ukraine). Ce fossile a été signalé sous le nom de *Latonia seyfriedi* par CKHIKVADZE (1981) mais n'a jamais été décrit. Il n'est pas reconnu, ici, comme un synonyme de *L. gigantea*. ROCEK (1994) a aussi considéré que le grand Discoglossidé du Pliocène supérieur (MN 16) d'Arondelli (Italie) entre dans la synonymie de *Latonia gigantea*. VERGNAUD-GRAZZINI (1970) avait nommé ce fossile *Discoglossus* cf. *D. giganteus*. C'est sans doute à la suite d'une erreur de traduction que ROCEK a fait ce rapprochement car VERGNAUD-GRAZZINI (1970, p. 49) indique, en dehors de la partie descriptive, que les maxillaires de ce Discoglossidé pliocène « sont dépourvus d'ornementation ». Ce fossile ne peut donc pas être attribué à *L. gigantea*.

? Latonia non adulte ou *Discoglossus* Otth, 1837

Fig. 23-25

MATÉRIEL. — 3 maxillaires (Sa 23492, Sa 23495), 6 vertèbres présacrées (Sa 23497, Sa 23503), 2 vertèbres sacrées (Sa 23498), 4 urostyles (Sa 23493, Sa 23499), 1 coracoïde (Sa 23502), 5 ilions (Sa 23494, Sa 23500, Sa 23501).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRES. — Divers os de petite taille appartiennent aux Discoglossidae. Outre la taille, ils se distinguent de *Latonia gigantea* par de rares caractères. Le maxillaire (Fig. 23) n'est pas sculpté ; l'ornementation naissante apparaît sur des maxillaires de *Latonia* de taille relativement petite (Fig. 9), mais supérieure à celle des os non ornés (Fig. 23). Les processus transverses de l'urostyle ne s'étalent pas, leur section restant subcylindrique (Fig. 25). Ces différences peuvent être liées directement à la taille ; dans ce cas, les petits spécimens pourraient appartenir à de jeunes *Latonia*, mais la présence de *Discoglossus* ne peut pas être écartée. C'est cette dernière solution qui a été retenue par HOSSINI (1992).

CONCLUSIONS. — Nous ne pouvons pas affirmer qu'il existe un seul genre de Discoglossidé, *Latonia*, à Sansan, la présence de *Discoglossus* étant possible. En outre, la possibilité de l'existence d'une seconde espèce de *Latonia*, à côté de *L. gigantea*, à Sansan ne peut pas être absolument écartée. Elle repose sur la présence de deux types distincts de coracoïdes. Cependant, cette différence morphologique semble plutôt correspondre à un dimorphisme sexuel (voir ci-dessus).

En résumé, à Sansan, les Discoglossidae sont probablement représentés par une espèce, *Latonia gigantea*, à laquelle s'ajoute peut-être le genre *Discoglossus*.

Latonia semble étroitement apparentée à l'actuel *Discoglossus*. La longue projection latérale de l'oticoccipital, connue chez *Latonia*, se retrouve chez les actuels *Discoglossus* et *Alytes* ainsi que chez *Gobiates* du Santonien-Campanien de Mongolie (SPINAR & TATARINOV, 1986). La crête mandibulaire externe semble caractériser *Latonia* et *Discoglossus* à l'intérieur des Discoglossidae. L'existence d'une petite carène sagittale sur la face ventrale de l'atlas se retrouve chez ces deux mêmes genres (HOSSINI, 1992). La présence d'une crête iliaque sur l'ilion, et la forme allongée concomitante du *tuber superius*, se rencontre chez *Discoglossus* et chez quelques genres du Crétacé (*Eodiscoglossus* Villalta, 1957 ; *Wealdenbatrachus* Fey, 1988 ; *Paradiscoglossus* Estes & Sanchíz, 1982b). Enfin, la crête paraventrale de l'humérus est aussi connue chez *Discoglossus* et *Alytes*.

En dehors de la plus grande taille et de la présence d'une ornementation dermique sur certains os, seuls la présence d'un processus paracoronoïde et l'angle plus ouvert formé par le *tuber superius* et la *pars ascendens* de l'ilion distinguent *Latonia* de *Discoglossus*. Si on tient compte du fait que la présence d'une ornementation dermique (qui n'existe d'ailleurs pas chez tous les *Latonia*) est sans doute directement liée à la grande taille, *Latonia* apparaît essentiellement comme un très grand *Discoglossus*.

Source : MNHN, Paris

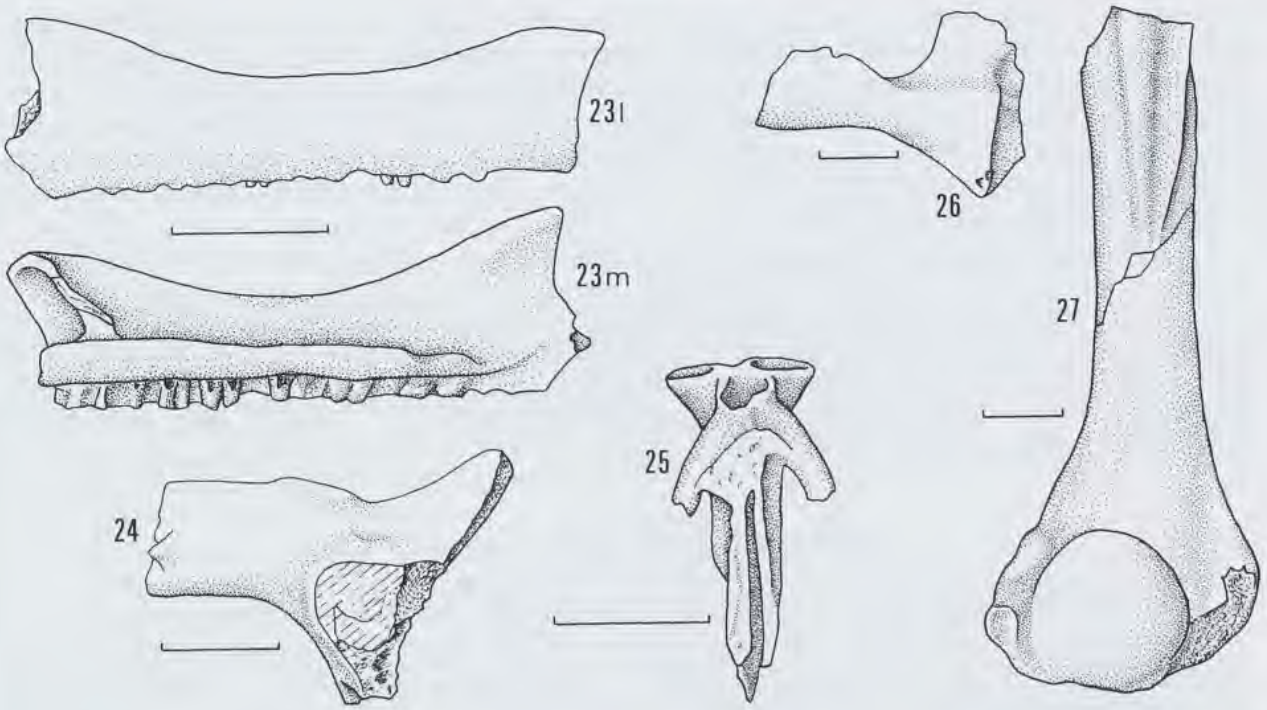


FIG. 23-27. — **23**, ? jeune *Latonia* ou *Discoglossus* sp., maxillaire droit, Sa 23492 (l : face latérale, m : face mésiale) ; **24**, ? jeune *Latonia* ou *Discoglossus* sp., ilion gauche, Sa 23494, face latérale ; **25**, ? jeune *Latonia* ou *Discoglossus* sp., urostyle, Sa 23493, face dorsale ; **26**, *Palaeobatrachus* sp., coracoïde gauche, Sa 23506, face ventrale ; **27**, *Palaeobatrachus* sp. : humérus droit, Sa 23505, face ventrale. Échelle = 2 mm.

*FIGS 23-27. — **23**, ? juvenile* Latonia *or* Discoglossus *sp., right maxillary, Sa 23492 (l : lateral view, m : medial view) ; **24**, ? juvenile* Latonia *or* Discoglossus *sp., left ilium, Sa 23494, lateral view ; **25**, ? juvenile* Latonia *or* Discoglossus *sp., urostyle, Sa 23493, dorsal view ; **26**,* Palaeobatrachus *sp., left coracoid, Sa 23506, ventral view ; **27**,* Palaeobatrachus *sp. : right humerus, Sa 23505, ventral view. Scale bars represent 2 mm.*

Les étroites affinités existant entre ces deux genres font supposer que le mode de vie du genre fossile était proche de celui de *Discoglossus*, c'est-à-dire qu'il s'agissait sans doute d'un animal très aquatique.

Enfin, ROCEK (1994) a fait remarquer que *Latonia* était rarement accompagnée par un autre Discoglossidé, ces derniers ne pouvant sans doute pas entrer en compétition avec les grandes *Latonia*.

Famille PALAEOBATRACHIDAE Cope, 1865

Connus du Crétacé supérieur au Pléistocène moyen, les Palaeobatrachidae figurent à Sansan. Longtemps considéré comme le plus ancien Palaeobatrachidé (ESTES & REIG, 1973 ; SPINAR, 1975a), *Neusibatrachus wilferti* Seiffert, 1972, du Jurassique supérieur ou Crétacé inférieur d'Espagne, ne montre aucun caractère dérivé de cette famille ; il doit en être exclu. Le plus ancien Palaeobatrachidé provient du Campanien de Villeveyrac, France (BUFFETAUT *et al.*, 1995). Le plus récent, *Pliobatrachus langhae* Féjervary, 1917, a été trouvé dans le Pléistocène moyen d'Europe centrale (SANCHÍZ & SZYNDLAR, 1984b). La famille se cantonne presque exclusivement à l'Europe ; hors de ce continent, elle n'a été citée que dans le Crétacé terminal d'Amérique du Nord (ESTES & SANCHÍZ, 1982b).

Les Palaeobatrachidae se définissent par les caractéristiques suivantes : dents présentes sur les prémaxillaires, maxillaires et vomers ; frontopariétaux impairs ; parasphénoïde sans processus latéraux ; vertèbres procoeles à arc neural de type imbriqué ; atlas, seconde vertèbre et parfois troisième vertèbre,

Source : MNHN, Paris

souvent fusionnés ; vertèbre sacrée généralement fusionnée avec une ou deux vertèbres présacrées, la fusion affectant aussi les processus transverses ; diapophyses sacrées peu étalées ; urostyle libre, bicotylaire, à crête neurale très réduite ; partie antérieure de l'urostyle parfois représentée par une ou deux vertèbres postsacrées plus ou moins individualisées ; scapula courte, sans échancrure entre les *pars glenoidalis* et *acromialis* ; coracoïde avec un *processus rostriformis* ; humérus à crête paraventrale, sans fosse cubitale et épicondyles ulnaire et radial subégaux ; ilion à crête iliaque réduite, à tubercule interiliaque fort et à acétabulum grand.

Les Palaeobatrachidae de Sansan ont déjà été étudiés en partie par VERGNAUD-GRAZZINI & HOFFSTETTER (1972) dans le cadre d'un travail plus général sur la famille. Ces auteurs disposaient alors d'un petit lot d'ossements ; quelques éléments supplémentaires sont maintenant disponibles. Ce matériel indique la présence de *Palaeobatrachus*. Malheureusement, à l'exception de *P. occidentalis* du Crétacé nord-américain (ESTES & SANCHÍZ, 1982b), toutes les espèces de ce genre ont été fondées sur des squelettes en connexion. La comparaison des espèces européennes de *Palaeobatrachus* avec les fossiles de Sansan s'avère donc pratiquement impossible.

Genre ***PALAEOBATRACHUS*** Tschudi, 1839

ESPÈCE-TYPE. — *Rana diluviana* Goldfuss, 1831. Oligocène et Miocène inférieur, Europe centrale.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — *P. grandipes* Giebel, 1851, Oligocène et peut-être Eocène moyen et Miocène inférieur, Europe centrale ; *P. laubei* Bieber, 1881, Oligocène inférieur, Europe centrale ; *P. luedeckei* Wolterstorff, 1886, Oligocène inférieur, Europe centrale ; *P.* ? *occidentalis* Estes & Sanchíz, 1982, Maastrichtien (Crétacé supérieur), Amérique du Nord.

Palaeobatrachus sp.

Fig. 26, 27

MATÉRIEL. — 1 sphénethmoïde (Sa 23512), 1 angulaire *s.l.* (Sa 23507), 1 scapula (Sa 23513), 1 coracoïde (Sa 23506), 23 humérus (Sa 23505, Sa 23509, Sa 23510, Sa 23511, Sa 23515), 2 ilions (Sa 23508, Sa 23514).

Sphénethmoïde. — Un seul spécimen, dont seule la partie antérieure subsiste, est connu. Le septum nasal s'étire antérieurement. Sur la face ventrale, en position sagittale, apparaît la trace qui représente le contact avec le parasphénoïde. Au-dessus des deux cavités antérieures, le toit est très épais ; son bord antérieur forme un biseau (inclinaison postéro-dorsale à antéro-ventrale) qui pourrait correspondre au contact avec les nasaux. Un même biseau se retrouve, bien visible, sur les sphénethmoïdes de *Palaeobatrachus* sp. du Miocène inférieur de Laugnac (VERGNAUD-GRAZZINI & HOFFSTETTER, 1972 : pl. 1, fig. 7a) et de *Pliobatrachus* cf. *P. langhae* du Pliocène supérieur de Rebielice Królewskie II (SANCHÍZ & MŁYNARSKI, 1979b : fig. 8, 2).

Angulaire s.l. — L'unique angulaire *s.l.* disponible a déjà été figuré par VERGNAUD-GRAZZINI & HOFFSTETTER (1972 : pl. 2, fig. 11). Comme chez *Latonia*, il existe une crête mandibulaire externe. Le processus coronoïde, en forme de tubercule bas, peut porter une fossette ; la présence de cette fossette est variable comme HOSSINI (1992) l'a remarqué sur le matériel du Miocène inférieur de Laugnac.

Scapula. — Une scapula de petite taille et très incomplète peut être attribuée à la famille. Il semble que, comme chez tous les Palaeobatrachidae, les *pars glenoidalis* et *acromialis* étaient réunies et non séparées par une échancrure ventrale.

Coracoïde. — Un coracoïde très fragmentaire conserve son *processus rostriformis* typique de la famille (Fig. 26). En outre, une petite crête irrégulière se développe le long du bord antérieur du segment moyen. Une telle crête se retrouve chez *Palaeobatrachus* sp. de Laugnac (VERGNAUD-GRAZZINI &

Source : MNHN, Paris

HOFFSTETTER, 1972 : pl. 2, fig. 2) ; elle pourrait peut-être exister, sous une forme plus réduite, chez *Pliobatrachus* (VERGNAUD-GRAZZINI & MLYNARSKI, 1969 : fig. 7 ; SANCHÍZ & MLYNARSKI, 1979b, fig. 7, 8).

Ilion. — Le seul ilion connu, en mauvais état, est celui qui a été figuré par VERGNAUD-GRAZZINI & HOFFSTETTER (1972 : pl. 2 : fig. 10). Un tubercule interiliaque est présent sur la face mésiale. L'acétabulum occupe une grande surface. Il n'y a pas de fosse supraacétabulaire. La *pars descendens* était probablement très réduite ; la fosse préacétabulaire manque. Le *tuber superius* étant en très mauvais état, il n'est pas possible de savoir s'il était bilobé ou si sa surface était unique. La crête iliaque est très basse, voire inexistante à proximité du *tuber superius* ; elle s'élève plus antérieurement, mais reste basse.

Humérus. — Les humérus sont relativement abondants. Aucun n'est complet, l'extrémité proximale manquant toujours (Fig. 27). Les caractères de Palaeobatrachidae apparaissent nettement sur l'extrémité distale : absence de fosse cubitale (remplacée, au mieux, par un petit méplat) et condyle encadré par deux épicondyles de tailles voisines. De plus, un petit tubercule apparaît au-dessus de l'épicondyle ulnaire sur la face antéro-ventrale ; il pourrait être caractéristique du genre *Palaeobatrachus* (HOSSINI, 1992). Le condyle est légèrement déplacé latéralement, alors que chez *Pliobatrachus* il se situe dans l'axe de la diaphyse.

COMMENTAIRES. — Les Palaeobatrachidae de Sansan, peu abondants, sont rapportés à *Palaeobatrachus*, mais la comparaison avec les espèces décrites reste impossible dans la presque totalité des cas. VERGNAUD-GRAZZINI & HOFFSTETTER (1972), en se basant sur la présence de deux lots d'humérus de tailles différentes, avaient suggéré la présence de deux espèces. Des humérus de taille intermédiaire ont maintenant été trouvés ; il n'existe probablement qu'une seule espèce à Sansan. *Palaeobatrachus* était probablement très adapté à la vie aquatique (HOSSINI, 1992). Il faut remarquer que Sansan est le seul gisement dans lequel *Latonia* et un Palaeobatrachidé ont été trouvés associés (ROCEK, comm. pers.).

Famille PELOBATIDAE Bonaparte, 1850

Les Pelobatidae constituent une famille typiquement holarctique qui déborde sur la région orientale. Ils comprennent une cinquantaine d'espèces (huit genres) réparties en Asie, Europe, Amérique du Nord et extrême nord-ouest de l'Afrique. Un ilion du Jurassique supérieur (ou Crétacé inférieur) d'Amérique du Nord a été rapporté aux Pelobatidae par EVANS & MILNER (1993) ; toutefois, cet ilion ne semble pas vraiment typique de cette famille et son attribution semble un peu problématique. Présents dans le Crétacé supérieur en Amérique du Nord et en Asie (ESTES & SANCHÍZ, 1982b ; SAHNI *et al.*, 1982), ils ne sont attestés en Europe que depuis l'Éocène inférieur (RUSSELL *et al.*, 1982).

Ostéologiquement, la famille se définit bien : prémaxillaires, maxillaires et vomers portant généralement des dents ; nasaux, maxillaires, squamosaux et frontopariétaux parfois munis d'une ornementation dermique ; sphénethmoïdes avec des processus latéraux bien développés ; atlas libre à cotyles séparés ; 8 vertèbres présacrées généralement procoeles (parfois amphicoeles) à arc neural de type imbriqué ; côtes absentes chez les adultes et subadultes ; vertèbre sacrée fusionnée ou articulée avec l'urostyle (dans ce dernier cas, articulation monocondylaire) ; apophyses sacrées très dilatées ; ceinture scapulaire arcifère ; scapula non couverte antérieurement par la clavicule.

Genre ***PELOBATES*** Wagler, 1830

Pelobates est un genre actuel comprenant cinq espèces distribuées en Europe, Asie occidentale et dans l'extrême nord-ouest de l'Afrique. Certaines de ces espèces pourraient remonter jusqu'au Miocène supérieur (SPINAR, 1972 ; BAILON *et al.*, 1988). Le plus ancien *Pelobates* pourrait provenir de l'Oligocène inférieur de Belgique (HECHT & HOFFSTETTER, 1962). Bien que le genre soit fréquent dans le Néogène (HOSSINI, 1992), seule une espèce de l'Oligocène terminal d'Allemagne, *P. decheni* Troschel, 1861, a été décrite (BÖHME *et al.*, 1982).

Source : MNHN, Paris

Le genre se caractérise par les principaux caractères ostéologiques suivants : frontopariétaux impairs ; nasaux, maxillaires, frontopariétaux et squamosaux portant une ornementation dermique ; sphénethmoïde à processus antérieur long et processus latéraux très développés ; vertèbres présacrées procoeles, à arc neural long portant une pointe postéro-médiane longue et à condyle et cotyle circulaires et petits ; vertèbre sacrée à apophyses sacrées très larges, fusionnée ou non à l'urostyle ; urostyle sans crête neurale ; scapula allongée, à *pars glenoidalis* peu détachée de l'ensemble de l'os ; crête iliaque, *tuber superius*, fosses supra- et préacétabulaire manquant sur l'ilion ; humérus à diaphyse courbe, à crête paraventrale, à condyle déplacé latéralement et à fosse cubitale non limitée latéralement.

Pelobates sp.

MATÉRIEL. — 2 frontopariétaux (Sa 23517, Sa 23536), 69 maxillaires (Sa 23518, Sa 23527, Sa 23537), 5 oticoccipitaux (Sa 23519, Sa 23528), 12 fragments d'os crâniens non identifiés (Sa 23520), 2 atlas (Sa 23521), 25 vertèbres présacrées (Sa 23522, Sa 23535, Sa 23538), 5 vertèbres sacrées (Sa 23523, Sa 23529, Sa 23530, Sa 23539), 5 scapulas (Sa 23524, Sa 23531), 1 coracoïde (Sa 23532), 19 ilions (Sa 23525, Sa 23533, Sa 23540), 30 humérus (Sa 23526, Sa 23534, Sa 23541).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRES. — Un frontopariétal et des ilions permettent de reconnaître le genre *Pelobates* et de faire la distinction avec *Eopelobates* Parker, 1929, genre fossile fréquent dans le Cénozoïque. Le frontopariétal porte dorsalement une ornementation alvéolaire. Court et large, il se distingue des frontopariétaux étroits et allongés *d'Eopelobates*. De plus, sur le fossile de Sansan, les processus latéraux supérieurs (contacts pour les squamosaux) sont bien développés alors qu'ils sont réduits, voire inexistants, chez *Eopelobates*. Chaque ilion porte, sur sa face postéro-mésiale, une surface formée de stries correspondant à la zone de contact avec son symétrique ; une telle surface manque chez *Eopelobates*. En outre, la *pars ascendens* est plus longue que chez ce dernier genre. À la différence des ilions des *Pelobates* actuels, mais comme chez les autres *Pelobates* du Miocène et chez *Eopelobates*, il existe un très petit tubercule interiliaque (HOSSINI, 1992). Les autres éléments disponibles ne permettent pas de distinction entre *Pelobates* et *Eopelobates*, mais ils semblent tous appartenir à la même espèce.

Le frontopariétal permet une étude au niveau spécifique. Le fossile de Sansan s'apparente étroitement à un *Pelobates* de la Grive. Ce dernier, beaucoup mieux représenté que celui de Sansan, servira de base à l'étude de ces *Pelobates*. Il est donc impossible de décrire, ici, le fossile de Sansan tant que celui de la Grive n'aura pas été étudié. Notons simplement que le *Pelobates* de la Grive présente des caractères de l'actuel *P. syriacus* Boettger, 1889 (HOSSINI, 1992). Cette espèce se rencontre aujourd'hui dans le sud de l'Europe, de la péninsule balkanique à la Roumanie, et dans le sud-ouest de l'Asie.

Les *Pelobates* actuels sont fouisseurs en sol généralement sablonneux. Toutefois, la morphologie osseuse des formes du Miocène semble moins marquée par ce mode de vie que chez les actuels (HOSSINI, 1992).

Famille PELODYTIDAE Bonaparte, 1850

Les Pelodytidae ne comprennent que deux espèces actuelles regroupées dans un seul genre, *Pelodytes*, petit anoure à distribution géographique disjointe [*P. punctatus* (Daudin, 1803) en Europe occidentale et *P. caucasicus* Boulenger, 1896 dans les régions caucasiennes].

Sur le plan ostéologique, la famille se définit par les principaux caractères suivants : os crâniens sans ossification dermique ; dents présentes sur les prémaxillaires, maxillaires et vomers ; 8 vertèbres présacrées procoeles à arc neural de type imbriqué et à cotyle et condyle aplatis dorso-ventralement ; atlas et seconde vertèbre souvent fusionnés ; apophyses sacrées de la vertèbre sacrée très largement étalées ; urostyle sans crête neurale mais portant deux petits bombements antérieurs ; ceinture scapulaire

Source : MNHN, Paris

arcifère ; ilion démuni de crête iliaque, de *tuber superius* et de fosses pré- et supraacétabulaire ; tibial et fibulaire fusionnés sur toute leur longueur.

Quelques fossiles ont été rapportés à cette famille. *Propelodytes wagneri* Weitzel, 1938, de l'Éocène moyen d'Allemagne a été rapproché de *Pelodytes*, mais ce fossile appartiendrait en réalité aux Pelobatidae, plus exactement à *Eopelobates* (Wuttke, 1992). *Miopelodytes gilmorei* Taylor, 1941, du Miocène moyen d'Amérique du Nord réclame une révision. Son appartenance aux Pelodytidae n'est pas impossible, mais Hossini (1992) a suggéré qu'une attribution aux Centrolenidae pourrait être envisagée ; toutefois, Henrici (1994) maintient, sans commentaires, ce fossile dans les Pelodytidae. Des Pelodytidae indéterminés ont été signalés avec doute dans l'Éocène supérieur (MP 16) du Bassin de Paris (Russell *et al.*, 1982), mais une étude récente n'a pas confirmé cette présence (Duffaud, 1994). Quelques restes ont été décrits comme cf. *Pelodytes* dans un niveau contemporain (MP 16) des phosphorites du Quercy (Rage, 1988). *Tephrodytes brassicarvalis* Henrici, 1994 est un indiscutable Pelodytidae de l'Oligocène supérieur (ou Miocène inférieur) des U.S.A. *Pelodytes*, dont une espèce fossile (voir ci-dessous), est connu au Néogène en Europe. Toujours mal représentés dans les gisements, au moins en partie à cause de leur petite taille et leur fragilité, les Pelodytidae sont rares à Sansan.

Genre ***PELODYTES*** Bonaparte, 1838

Ostéologiquement, *Pelodytes* correspond à la définition donnée pour la famille. Une seule espèce fossile appartenant au genre a été décrite, *P. arevacus* Sanchiz, 1978, du Miocène moyen (MN 7+8), et peut-être du Miocène inférieur et supérieur, d'Espagne. L'espèce actuelle *P. punctatus* pourrait avoir été présente dès le Pliocène inférieur (MN 15) dans le sud de la France (Bailon, 1991).

Espèce-type. — *Rana punctata* Daudin, 1803. Espèce actuelle, Europe occidentale.

Autres espèces du genre. — *P. caucasicus* Boulenger, 1896, espèce actuelle, Caucase ; *P. arevacus* Sanchiz, 1978, Astaracien (MN 7/8, Miocène moyen) et peut-être Miocène inférieur et supérieur, Espagne.

Pelodytes sp.

Matériel. — 2 vertèbres (Sa 23542) et 3 humérus (Sa 23543).

Description et commentaires. — Les humérus sont relativement graciles et leur crête ventrale ne forme pas une forte saillie. La diaphyse, pratiquement droite, porte un condyle distal régulièrement sphérique et bien délimité ; il se situe dans l'axe de la diaphyse ou se décale très faiblement du côté radial. Le condyle ulnaire montre un développement modéré. La fosse cubitale, peu profonde, n'est pas limitée du côté latéral. La petite crête radiale, toujours présente, et la crête mésiale, typique chez les mâles, s'étalent dans un plan transversal, ce qui donne à l'extrémité distale un aspect très caractéristique du genre. La morphologie des vertèbres correspond bien à celle des formes actuelles avec, en particulier, une face ventrale du centrum très typique (régulièrement convexe et plus large que le condyle). Cotyle et condyle sont petits et aplatis dorso-ventralement.

Les fossiles de Sansan sont nettement plus petits que *P. punctatus* et *P. arevacus*, les plus petites des espèces connues. Aucune mesure sûre ne peut être prise mais la taille des spécimens de Sansan varie approximativement du tiers à la moitié de celle de ces deux espèces. En dehors de la taille, le matériel de Sansan ne se prête pas à une comparaison avec les autres espèces connues, actuelles ou fossile. Ces spécimens pourraient correspondre à des individus juvéniles ; dans le cas contraire, la présence d'une espèce particulière à Sansan pourrait être envisagée, mais il faudrait obtenir d'autres éléments pour réaliser une étude précise.

Source : MNHN, Paris

Les *Pelodytes* sont des animaux terrestres, mais ils restent au voisinage de l'eau, en milieu humide. Apparemment, ils pourraient aussi être plus ou moins arboricoles.

Famille RANIDAE Rafinesque-Schmaltz, 1814

Les Ranidae, famille « évoluée » en pleine expansion, regroupent près de 600 espèces réparties en un peu plus de 40 genres. On les retrouve sur tous les continents sauf l'Antarctique.

Ostéologiquement, la famille se définit par les principaux caractères suivants : colonne vertébrale diplasiocoele (c'est-à-dire que les vertèbres sont procoeles, exceptées la dernière présacrée qui est amphicoele et la vertèbre sacrée qui est opisthocoele) ; vertèbres à arc neural de type non imbriqué (= court) ; atlas libre ; apophyses de la vertèbre sacrée cylindriques ou faiblement dilatées ; articulation sacro-urostylaire bicondylaire ; urostyle libre et à crête neurale développée ; coracoïde à *pars epicoracoidalis* très élargie ; ceinture scapulaire firmisterne.

Les Ranidae sont connus depuis l'Éocène supérieur (SANCHÍZ, 1983 ; RAGE, 1984). Les plus anciens fossiles, qui ont été trouvés en France, pourraient appartenir au genre *Rana* sans toutefois être apparentés à des formes actuelles (SANCHÍZ, 1983). Cependant, certains d'entre eux évoquent déjà le groupe des « grenouilles vertes » (RAGE, 1984). Les autres fossiles rapportés à la famille ont presque toujours été attribués à *Rana*. C'est d'ailleurs ce dernier genre qui est représenté à Sansan comme l'ont déjà brièvement signalé VERGNAUD-GRAZZINI & HOFFSTETTER (1972).

Genre ***RANA*** Linnaeus, 1758

ESPÈCE-TYPE. — *Rana temporaria* Linnaeus, 1758. Espèce actuelle, Europe.

Le genre *Rana* rassemble à lui seul plus de 250 espèces (DUELLMAN & TRUEB, 1986). En Europe, deux groupes actuels se distinguent : les « grenouilles vertes » et les « grenouilles rousses ». Le premier groupe représente un ensemble homogène, très probablement monophylétique, qui s'apparente apparemment étroitement au groupe asiatique de *Rana nigromaculata* (grenouilles vertes orientales). Les « grenouilles rousses » sont, morphologiquement, moins homogènes et ne sont peut-être pas monophylétiques ; cependant, MENSI *et al.* (1992) semblent implicitement admettre leur monophylie.

Synklepton ***Rana esculenta*** (« grenouilles vertes »)
Fig. 28-31

Cet ensemble de *Rana* constitue un curieux complexe d'espèces et d'hybrides. *Rana esculenta* Linnaeus, 1758, la grenouille verte commune, n'est qu'un hybride de *R. ridibunda* Pallas, 1771 et *R. lessonae* Camerano, 1882. Très généralement stérile en cas d'interfécondation, *R. esculenta* peut donner une descendance fertile par croisement avec l'une ou l'autre des espèces parentales. Une troisième vraie espèce, *R. perezi* Seoane, 1885, très proche de *R. ridibunda* et dont le statut spécifique a été récemment reconnu, semble capable de s'hybrider avec *R. esculenta*, donnant naissance à un hybride encore mal connu, la « grenouille de Graft » (NEVEU, 1989). La situation se complique avec l'existence de quelques espèces européennes, géographiquement marginales, qui semblent ne pas s'hybrider avec les autres et qui ne feraient donc pas partie du synklepton. DUBOIS & GÜNTHER (1982) ont proposé de nommer synklepton (abréviation « synkl. ») de tels ensembles d'espèces et d'hybrides. Zoologiquement, toutes ces espèces de grenouilles vertes ne se distinguent pas aisément les unes des autres. Sur le plan ostéologique, les grenouilles vertes du synklepton se caractérisent assez facilement en tant que groupe, mais il paraît actuellement impossible de reconnaître les espèces à l'intérieur de cet ensemble.

Source : MNHN, Paris

Les grenouilles vertes sont connues depuis le Miocène inférieur (MN 3) en Allemagne, Espagne et France (SANCHÍZ, 1983). Toutefois, elles pourraient être déjà présentes à l'Oligocène terminal (MP 30 ; HOSSINI, 1992), voire l'Éocène supérieur (MP 17 ; RAGE, 1984) en France. Une espèce fossile, *R. pueyoi* Navas, 1922, fondée sur du matériel articulé, serait présente dans tout le Miocène espagnol (SANCHÍZ, 1977). Mais la comparaison entre le matériel type de cette espèce et des os isolés n'est pas possible.

MATÉRIEL. — 2 angulaires *s.l.* (Sa 23741), 4 coracoïdes (Sa 23544, Sa 23550, Sa 23551, Sa 23555), 15 humérus (Sa 23545, Sa 23548, Sa 23549, Sa 23554), 30 ilions (Sa 23546, Sa 23547, Sa 23552, Sa 23553, Sa 23556).

Angulaires s.l. — Ces os montrent un sillon de Meckel peu profond qui ne s'élargit que très faiblement postérieurement. Le processus coronoïde forme une lame mince qui s'oriente dorso-mésialement ; il s'étale plus loin dans cette direction que chez les grenouilles rousses.

Coracoïdes. — Ces coracoïdes possèdent une *pars epicoracoidalis* largement étalée et s'étirant antérieurement. Cette morphologie caractérise les grenouilles vertes et certaines grenouilles rousses. En raison de la composition de la faune de Sansan et de la présence d'un autre type de coracoïde (voir ci-dessous), ces coracoïdes sont attribués, avec quelques réserves, à ces *Rana* du groupe des grenouilles vertes.

Ilions. — Les ilions montrent la morphologie typique des grenouilles du synklepton. La crête iliaque est haute et subverticale ; le *tuber superius*, qui correspond à l'épaississement du bord postérieur de la crête iliaque comme chez toutes les *Rana*, se redresse fortement en direction dorsale et forme un angle relativement aigu avec la *pars ascendens*. Une profonde fosse supraacétabulaire se situe à la base du *tuber superius* ; cette fosse est généralement plus profonde chez les grenouilles vertes que chez les grenouilles rousses (BAILON, 1991). La surface de contact ilio-ischiatique est très épaisse au niveau de l'acétabulum, autre caractère de grenouille verte.

Il existe deux morphologies quelque peu distinctes. L'une d'entre elles se caractérise par son *tuber superius* très redressé dorsalement ; 23 ilions se rapportent à ce type morphologique (Sa 23546, Sa 23552 ; Fig. 29). Dans le second type, le *tuber superius* se redresse moins fortement (7 ilions ; Sa 23547, Sa 23553, Sa 23556 ; Fig. 30). Tous ces ilions étant très fragmentaires, il est difficile d'établir si les différences relevées à Sansan correspondent à une distinction de niveau spécifique ou s'il s'agit d'une simple variation intraspécifique. Remarquons cependant que, en raison de la grande homogénéité de la morphologie osseuse chez les grenouilles vertes, ces différences pourraient avoir une valeur spécifique.

Il est très difficile d'utiliser ici les critères de distinction spécifique proposés par BÖHME & GÜNTHER (1979). Dans les deux morphologies reconnues, le *tuber superius* se situe au-dessus du bord antérieur de l'acétabulum, ce qui caractériserait *R. lessonae* d'après ces auteurs. En revanche, à Sansan, dans les deux morphologies, le *tuber superius* est peu saillant latéralement ce qui correspondrait plutôt à *R. ridibunda* et *R. esculenta* d'après BÖHME & GÜNTHER. De plus, chez *R. perezi*, dont BÖHME & GÜNTHER n'ont pas tenu compte (l'espèce n'étant pas alors reconnue), le *tuber superius* occupe la même position que chez *R. lessonae*, alors que *R. perezi* est supposée être plus étroitement apparentée à *R. ridibunda*.

Humérus. — Représentés uniquement par des fragments distaux, les humérus possèdent une diaphyse droite, le condyle se situant dans son axe (Fig. 28). La diaphyse est relativement épaisse et la crête mésiale, présente chez les mâles, s'étale en direction mésiale en ne remontant pas très haut sur la diaphyse. Chez les grenouilles rousses, cette crête s'incurve vers le plan dorso-ventral et remonte haut sur la diaphyse. Ces humérus possèdent un épicondyle ulnaire volumineux.

CONCLUSIONS. — Ces fossiles se rapportent indiscutablement au groupe des grenouilles vertes. Deux espèces sont peut-être présentes, mais la distinction spécifique ne se manifesterait que sur les ilions. Quoi qu'il en soit, une comparaison précise avec les différentes espèces de ce groupe reste impossible.

Source : MNHN, Paris

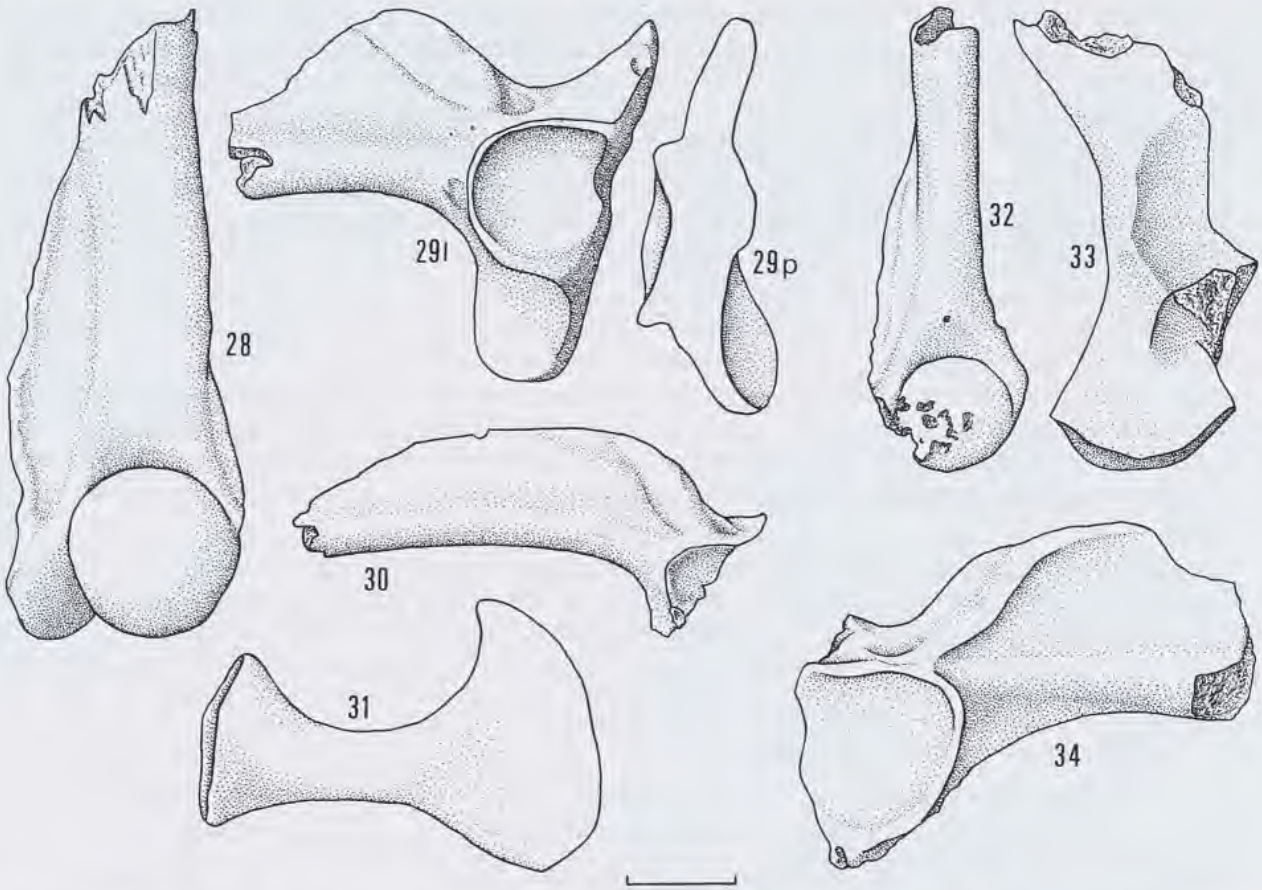


FIG. 28-34. — **28**, *Rana* synkl. *R. esculenta*, humérus gauche, Sa 23545, face ventrale ; **29**, *Rana* synkl. *R. esculenta*, ilion gauche (première forme), Sa 23546 (l : face latérale, p : surface de contact ilio-ischiatique) ; **30**, *Rana* synkl. *R. esculenta*, ilion gauche (deuxième forme), Sa 23547, face latérale ; **31**, *Rana* synkl. *R. esculenta*, coracoïde droit, Sa 23544, face ventrale ; **32**, *Rana* cf. synkl. *R. esculenta*, humérus gauche, Sa 23558, face ventrale ; **33**, *Rana* cf. synkl. *R. esculenta*, scapula droite, Sa 23557, face mésiale ; **34**, *Rana* cf. synkl. *R. esculenta*, ilion droit, Sa 23559, face latérale. Échelle = 2 mm.

FIGS 28-34. - ***28***, Rana *synkl.* R. esculenta, *left humerus, Sa 23545, ventral view ;* ***29***, Rana *synkl.* R. esculenta, *left ilium (« first form ») Sa 23546 (l : lateral view, p : ilio-ischiatic sutural surface) ;* ***30***, Rana *synkl.* R. esculenta, *left ilium (« second form »), Sa 23547, lateral view ;* ***31***, Rana *synkl.* R. esculenta, *right coracoid, Sa 23544, ventral view ;* ***32***, Rana *cf. synkl.* R. esculenta, *left humerus, Sa 23558, ventral view ;* ***33***, Rana *cf. synkl.* R. esculenta, *right scapula, Sa 23557, medial view ;* ***34***, Rana *cf. synkl.* R. esculenta, *right ilium, Sa 23559, lateral view. Scale bar represents 2 mm.*

cf. synklepton ***Rana esculenta***

Fig. 32-34

Une *Rana* dont les caractères correspondent, dans l'ensemble, à ceux des grenouilles vertes, montre quelques tendances vers la morphologie des grenouilles rousses.

MATÉRIEL. — 2 scapulas (Sa 23557, Sa 23564), 1 coracoïde (Sa 23562), 18 humérus (Sa 23558, Sa 23560, Sa 23561, Sa 23564), 1 ilion (Sa 23559).

Scapula. — Deux scapulas nettement allongées dorso-ventralement présentent une morphologie élancée qui se rencontre chez les grenouilles vertes et chez certaines grenouilles rousses. Sur la face mésiale, la crête glénoïde s'étire longuement en direction dorsale, ce qui correspond à une caractéristique des grenouilles rousses (Fig. 33).

Source : MNHN, Paris

Coracoïde. — Un coracoïde possède une *pars epicoracoidalis* relativement peu étalée. Cette caractéristique se retrouve chez certaines grenouilles rousses (*R. temporaria*) mais aussi chez les grenouilles vertes non adultes. Cependant, la taille de ce spécimen étant supérieure à celle de coracoïdes à *pars epicoracoidalis* largement étalée et attribués aux grenouilles vertes, cet os a probablement atteint sa morphologie définitive. Il présente donc quelques traits de grenouille rousse ; c'est pourquoi il est rapporté, avec doute, à cette *Rana* qui ne montre pas franchement un ensemble de caractères de grenouille verte.

Ilion. — Un ilion porte une crête iliaque très incomplète mais qui semble avoir été haute et subverticale (Fig. 34). Le *tuber superius*, assez peu élevé, s'incline régulièrement et nettement vers l'avant. Par la présence d'un tel *tuber superius* et d'une crête iliaque subverticale et haute, l'ilion évoque *R. dalmatina* Fitzinger, 1848, une grenouille rousse actuelle. Cependant, la surface de contact ilio-ischiatique montre une très forte épaisseur et la fosse supraacétabulaire est profonde ; ces deux derniers caractères se rencontrent chez les grenouilles vertes.

Humérus. — Relativement élancée, la diaphyse rappelle les grenouilles rousses. Autre caractère évoquant ces dernières, la crête mésiale remonte relativement haut sur la diaphyse (mais un peu moins que chez les grenouilles rousses) ; cependant, elle reste étalée en direction mésiale comme chez les grenouilles vertes. En plus de ces caractères, ces humérus se distinguent de ceux des autres *Rana* de Sansan par leur plus petit épicondyle ulnaire et leur fosse cubitale mal limitée latéralement (Fig. 32).

Conclusions. — Cette *Rana* échappe quelque peu à la distinction nette que l'on peut faire, chez les espèces actuelles, entre grenouilles vertes d'une part et grenouilles rousses d'autre part. Globalement, ce fossile de Sansan possède des caractères de grenouilles vertes mais montre aussi certaines caractéristiques des grenouilles rousses ou des tendances vers ces dernières. Les affinités de cette *Rana* restent inconnues.

Rana indéterminable

Divers éléments sont insuffisants pour une attribution à l'un des deux grands groupes de *Rana*, soit en raison de leur état de conservation, soit parce qu'ils ne sont pas significatifs.

Matériel. — 5 angulaires *s.l.* (Sa 23566, Sa 23571), 13 vertèbres (Sa 23568, Sa 23570, Sa 23573), 1 scapula (Sa 23574), 3 coracoïdes (Sa 23576), 41 ilions (Sa 23567, Sa 23572), 11 humérus (Sa 23569, Sa 23575).

Commentaires. — Il existe deux ou trois espèces de *Rana* à Sansan. Une ou deux d'entre elles se rapportent aux grenouilles vertes (synklepton *Rana esculenta*). Les grenouilles vertes sont des animaux très aquatiques. Une autre *Rana* est présente dans le gisement ; elle paraît morphologiquement intermédiaire entre grenouilles vertes et grenouilles rousses, bien qu'apparemment plus proche des premières. Aucune conclusion ne peut être tirée en ce qui concerne sa position systématique précise.

Il est tout fait possible que les *Rana* de Sansan représentent de nouvelles espèces. Mais la comparaison avec les espèces fossiles connues, fondées sur des squelettes en connexion, ne pouvant être faite et le matériel de Sansan étant peu abondant, il est impossible de nommer une ou des nouvelles espèces.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La faune d'amphibiens de Sansan est la plus riche et la plus diversifiée parmi celles qui ont été décrites dans le Cénozoïque. Elle comprend 12 à 14 espèces (1 de Lissamphibiens *incertae sedis*, 5 chez les urodèles, 6 à 8 chez les anoures). Les espèces d'urodèles ont pu être déterminées avec une certaine précision. En revanche, chez les anoures, la détermination spécifique n'a été possible que dans un seul cas.

Ces espèces se distribuent entre 1 famille de Lissamphibiens *incertae sedis*, 1 famille d'urodèles et 5 familles d'anoures. La liste de faune est la suivante :

Lissamphibia *incertae sedis*
- Albanerpetontidae
  - *Albanerpeton inexpectatum*

Caudata
- Salamandridae
  - *Salamandra sansaniensis*
  - *Chioglossa meini*
  - *Chelotriton paradoxus*
  - *Triturus* cf. *T. marmoratus*
  - *Triturus* aff. *T. helveticus*

Anura
- Discoglossidae
  - *Latonia gigantea*
  - *? Discoglossus* sp. ou jeune *Latonia*
- Palaeobatrachidae
  - *Palaeobatrachus* sp.
- Pelobatidae
  - *Pelobates* sp.
- Pelodytidae
  - *Pelodytes* sp.

Ranidae
- Synklepton *Rana esculenta* (une ou deux espèces)
- cf. synklepton *Rana esculenta* (une espèce indéterminée)

Deux des neuf espèces d'amphibiens qui avaient été décrites par LARTET (1851) à Sansan sont considérées comme valides ; il s'agit de *Salamandra sansaniensis* et *Rana gigantea*, cette dernière étant rapportée au genre *Latonia* (Discoglossidae). Les sept autres sont des *nomina dubia* (*Rana sansaniensis*, *R. laevis*, *R. rugosa*, *R. pygmaea*, *Triton sansaniense*, *T. lacasianum*, *Salamandra goussardiana*).

Latonia gigantea (Lartet, 1851) est réellement décrite pour la première fois. Cette espèce pourrait tomber en synonymie avec *Latonia seyfriedi*, du Miocène moyen (MN 7+8) d'Allemagne, qui constitue l'espèce-type du genre. Cette espèce-type est encore mal connue et les spécimens sur lesquels elle se fonde, l'holotype en particulier, devront être préparés (si cela est possible) pour qu'une comparaison avec *L. gigantea* soit réalisée.

Parmi les espèces de Sansan, *Albanerpeton inexpectatum*, *Salamandra sansaniensis*, *Chioglossa meini*, *Chelotriton paradoxus* et *Latonia gigantea* sont connus dans d'autres gisements. *S. sansaniensis*, *C. paradoxus* et *L. gigantea*, voire *C. meini*, à larges distributions stratigraphiques, n'apportent aucun renseignement stratigraphique précis. En revanche, en dehors de Sansan, *A. inexpectatum* n'est connu que dans la zone MN 7+8, et peut-être la zone MN 5, ce qui s'accorde avec l'âge de Sansan. Certaines formes de Sansan pourraient appartenir à des espèces actuelles ou sont, au moins, étroitement apparentées à ces dernières : *Triturus* cf. *T. marmoratus*, *Triturus* aff. *T. helveticus*, *Pelobates* sp. et les *Rana* du synklepton *R. esculenta*.

Si l'on compare la faune de Sansan aux autres faunes du Miocène européen, une famille d'anoures (les Bufonidae) manque. Présents en Europe depuis le Miocène inférieur (MN 4 ; SANCHÍZ, 1977), les

Source : MNHN, Paris

Bufonidae deviennent ensuite fréquents. En France, en particulier, ils figurent à Vieux-Collonges (MN 4/5) et à la Grive (MN 7+8, et peut-être MN 5) (BAILON & HOSSINI, 1990). Comme ils se fossilisent très bien et qu'ils sont peu exigeants sur le plan écologique, leur absence à Sansan paraît un peu surprenante. Une autre famille, les Proteidae (urodèles) manque à Sansan. Cette famille apparaît en Europe dès le Miocène inférieur (MN 5) en Allemagne (ESTES, 1981 ; SCHLEICH, 1985) ; les Proteidae se retrouvent ensuite dans quelques gisements du Miocène moyen et supérieur d'Europe et d'Asie centrale (ESTES, 1981). L'absence des Proteidae à Sansan ne peut cependant pas être considérée comme inattendue, contrairement aux Bufonidae, car les fossiles leur appartenant sont toujours très rares.

Plusieurs amphibiens de Sansan devaient être franchement aquatiques : *Latonia gigantea*, *Palaeobatrachus* sp. et les *Rana* du synklepton *R. esculenta*. Les autres formes étaient moins aquatiques, voire assez nettement terrestres (*A. inexpectatum*, *Pelobates* sp.), mais de toute façon, elles vivaient en milieu humide et ne devaient pas s'éloigner de l'eau. Le paléoenvironnement du gisement proposé par GINSBURG (1963), lac ou marais bordé d'une zone sèche, concorde bien avec la composition de la faune d'amphibiens.

REMERCIEMENTS

Nous remercions L. GINSBURG (Muséum national d'Histoire naturelle) qui nous a confié cette étude. M. HUGUENEY (Université Claude Bernard, Lyon) nous a fourni un intéressant complément de matériel. S.E. EVANS (University College, Londres) a effectué une lecture critique du manuscrit et nous a apporté diverses informations. Z. ROCEK (Akademie Ved, Prague) a commenté notre manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ASTIBIA, H., BUFFETAUT, É., BUSCALIONI, A. D., CAPPETTA, H., CORRAL, C., ESTES, R., GARCIA-GARMILLA, F., JAEGER, J. J., JIMENEZ-FUENTES, E., LE LŒUFF, J., MAZIN, J. M., ORUE-ETXEBARRIA, X., PEREDA-SUBERBIOLA, J., POWELL, J. E., RAGE, J. C., RODRIGUEZ-LAZARO, J., SANZ, J. L. & TONG, H., 1990. — The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain) ; new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova*, **2** (5) : 460-466.

BAILON, S., 1989. — Les Amphibiens et les Reptiles du Pliocène supérieur de Balaruc II (Hérault, France). *Palaeovertebrata*, **19** (1) : 7-28.

BAILON, S., 1991. — *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne : mise en place et évolution des faunes*. Thèse Université de Paris 7.

BAILON, S., BOUR, R. & RAGE, J.C., 1988. — Quand les espèces de l'herpétofaune française sont-elles apparues ? *Bulletin de la Société herpétologique de France*, **45** : 1-8.

BAILON, S. & HOSSINI, S., 1990. — Les plus anciens Bufonidae (Amphibia, Anura) d'Europe : les espèces du Miocène français. *Annales de Paléontologie*, **76** (2) : 121-132.

BÖHME, G., 1977. — Zur Bestimmung quartärer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe*, **26** (3) : 283-300.

BÖHME, G. & GÜNTHER, R., 1979. — Osteological studies in the european water frogs *Rana ridibunda*, *Rana lessonae* and *Rana « esculenta »* (Anura, Ranidae). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, **55** (1) : 203-215.

BÖHME, W., ROCEK, Z. & SPINAR, Z.V., 1982. — On *Pelobates decheni* Troschel, 1861, and *Zaphrissa eurypelis* Cope, 1866 (Amphibia : Pelobatidae) from the early Miocene of Rott near Bonn, West Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **2** (1) : 1-7.

BOLKAY, S.J., 1913. — Additions to the fossil herpetology of Hungary from the Pannonian and Praeglacial periode. *Mitteilungen aus dem Jahrbuche der Königlichen Ungarischen geologischen Reichsanstalt*, **21** (7) : 217-230.

BOLKAY, S.J., 1928. — Die Schädel der Salamandrinen, mit besonderer Rücksicht auf ihre systematische Bedeutung. *Zeitschrift für die gesamte Anatomie, Abteilung I : Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, **86** : 259-319.

BRUIJN, H. DE, DAAMS, R., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P., MORALES, J., HEINZMANN, E., MAYHEW, D.F., MEULEN, A.J. VAN DER, SCHMIDT-KITTLER, N. & TELLES ANTUNES, M., 1992. — Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy*, **26** (2/3) : 65-118.

Source : MNHN, Paris

BUFFETAUT, E., COSTA, G., LE LŒUFF, J., MARTIN, M., RAGE, J.C., VALENTIN, X. & TONG, H., 1995. — An early Campanian vertebrate fauna from the Villeveyrac Basin (Hérault, southern France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **1995** (1) : 1-16.

CKHIKVADZE, V.M., 1981. — Tour d'horizon des données sur les restes d'amphibiens et reptiles des dépôts néogènes de la zone côtière septentrionale de la Mer Noire. *In* : I.S. DAREVSKY (ed.), *5e conférence herpétologique de toute l'Union. Problèmes herpétologiques*. Nauka, Léningrad, (en russe) : 151-152.

COPE, E.D., 1865. — Sketch of the primary groups of Batrachia Salientia. *Natural History Review*, **5** : 97-120.

COSTA, O., 1864. — Paleontologia del regno di Napoli contenente la descrizione e figura di tutti gli avanzi organici fossili racciusi nel suolo di questo regno. *Atti della Accademia pontanina Naples*, **8** : 1-198.

CROCHET, J.Y., HARTENBERGER, J.L., RAGE, J.C., RÉMY, J.A., SIGÉ, B., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M., 1981. — Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la « Grande Coupure » découvertes dans les phosphorites du Quercy. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, **3**, C, 3 : 245-266.

DUBOIS, A. & GÜNTHER, R., 1982. — Klepton and synklepton : Two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik*, **109** : 290-305.

DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L., 1986. — *Biology of Amphibians*. McGraw Hill, New York.

DUFFAUD, S., 1994. — *Comparaison des herpétofaunes (amphibiens et squamates) de deux gisements du niveau standard de Robiac (Eocène supérieur) : Le Bretou (gisement karstique du Quercy) et Grisolles (gisement laguno-lacustre du Bassin Parisien)*. Mémoire de DEA, Université de Montpellier II, 31 p., non publié.

ESTES, R., 1970. — New fossil pelobatid frogs and a review of the genus *Eopelobates*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **139** (6) : 293-339.

ESTES, R., 1981. — *Gymnophiona, Caudata*. Handbuch der Paläoherpetologie (P. WELLNHOFER ed.), part 2. G. Fischer Verlag, Stuttgart.

ESTES, R. & DAREVSKY, I., 1977. — Fossil amphibians from the Miocene of the North Caucasus, U.S.S.R. *J.A. Orlov Memorial number. Journal of the Palaeontological Society of India*, 20 : 164-169.

ESTES, R. & HOFFSTETTER, R., 1976. — Les urodèles du Miocène de la Grive-St-Alban (Isère, France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, **398**, Sciences de la Terre 57 : 297-343.

ESTES, R. & REIG, O.A., 1973. — The early fossil record of frogs : A review of the evidence. *In* : J.L. VIAL (ed.), *Evolutionary Biology of the Anurans*, University of Missouri Press, Columbia : 11-63.

ESTES, R. & SANCHIZ, B., 1982a. — Early Cretaceous lower vertebrates from Galve (Teruel), Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **2** (1) : 21-39.

ESTES, R. & SANCHIZ, B., 1982b. — New discoglossid and palaeobatrachid frogs from the Late Cretaceous of Wyoming and Montana, and a review of other frogs from the Lance and Hell Creek formations. *Journal of Vertebrate Paleontology*., **2** (1) : 9-20.

EVANS, S.E., MILNER, A.R. & MUSSETT, F., 1990. — A discoglossid frog from the Middle Jurassic of England. *Palaeontology*, **33** (2) : 299-311.

EVANS, S.E. & MILNER, A.R., 1993. — Frogs and salamanders from the Upper Jurassic Morrison Formation (Quarry Nine, Como Bluff) of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*., **13** (1) : 24-30.

FEY, B., 1988. — Die Anurenfauna aus der Unterkreide von Uña (Ostspanien). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, A*, **103** : 1-99.

FORD, L.S. & CANNATELLA, D., 1993. — The major clades of frogs. *Herpetological Monographs*, **7** : 94-117.

FOX, R.C. & NAYLOR, B.G., 1982. — A reconsideration of the relationships of the fossil amphibian *Albanerpeton*. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **19** (1) : 118-128.

GERVAIS, P., 1859. — *Zoologie et Paléontologie française*. 2nde édit., A. Bertrand, Paris.

GIEBEL, C.G., 1847. — *Die Fauna der Vorwelt, mit steter Berücksichtigung der lebenden Tiere*. Bd : Wirbeltiere, Abt 2 : Vögel und Amphibia. Leipzig, xi + 218 p.

GINSBURG, L., 1963. — Les mammifères fossiles récoltés à Sansan au cours du XIXe siècle. *Bulletin de la Société géologique de France*, **5** : 3-15.

GINSBURG, L., 1972. — Valeur stratigraphique des Mammifères du Tertiaire. *Mémoire B.R.G.M.*, **77** : 381-387.

GODINOT, M., BROIN, F. DE, BUFFETAUT, É., RAGE, J. C. & RUSSELL, D., 1978. — Dormaal : une des plus anciennes faunes éocènes d'Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, D, **287** : 1273-1276.

GOLDFUSS, G., 1831. — Beiträge zur Kenntniss verschiedener Reptilien der Vorwelt. *Nova Acta Physico-Medica Academiae Cesareae Leopoldino-Carolinae Akademie der Naturforscher*, **15** : 61-128.

HECHT, M. K. & HOFFSTETTER, R., 1962. — Note préliminaire sur les amphibiens et les squamates du Landénien supérieur et du Tongrien de Belgique. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique*, **38** : 1-30.

HELLMUND, M. & BÖHME, W., 1987. — Zweiter Fund eines vollständingen Exemplares von *Chelotriton paradoxus* Pomel, 1853 aus dem Oberoligozän von Rott bei Bonn. *Salamandra*, **23** (2/3) : 142-152.

HENRICI, A.C., 1994. — *Tephrodytes brassicarvalis*, new genus and species (Anura ; Pelodytidae), from the Arikareean Cabbage patch beds of Montana, USA, and Pelodytid-Pelobatid relationships. *Annals of the Carnegie Museum*, **63** (2) : 155-183.

HERRE, W., 1949. — Neue Tatsachen zur Stammesgeschichte der Schwanzlurche. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik*, **78** : 217-236.

Source : MNHN, Paris

HERRE, W., 1955. — Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (C.S.R.). *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, Abt. A, **164** (10) : 783-803.

HERRE, W. & LUNAU, H., 1950. — Neue fossile Schwanzlurche aus dem Burdigalium. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 1950 : 247-259.

HOLMAN, J.A. 1987. — Additional records of British Pleistocene Amphibians and Reptiles. *British Herpetological Society Bulletin*, **19** : 18-20.

HOSSINI, S., 1992. — *Les Anoures (Amphibiens) de l'Oligocène terminal et du Miocène français*. Thèse Université de Paris 7.

HOSSINI, S., 1993. — New species of *Latonia* (Anura, Discoglossidae) from the Lower Miocene of France. *Amphibia-Reptilia*, **14** (3) : 237-245.

HUGUENEY, M., 1969. — *Les rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier)*. Thèse Université de Lyon.

KUHN, O., 1938. — *Stegocephalia, Urodela, Anura*. Fossilium Catalogus I, pars 84, W. Junk, La Haye.

LARTET, É., 1839. — Nouvelles espèces fossiles découvertes dans le département du Gers. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **9** : 166.

LARTET, É., 1851. — *Notice sur la colline de Sansan*. Annuaire du département du Gers, Auch.

LUNAU, H., 1949. — Ein neuer fossiler Wassermolch der Gattung *Triturus* aus dem Miocän Süddeutschlands. *Zoologischer Anzeiger*, Suppl. **14** : 67-70.

LYDEKKER, R., 1890. — *Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum. IV. Anomodontia, Ecaudata, Caudata, and Labyrinthodontia*. Londres, xxiii + 295 p.

LYNCH, J.D., 1971. — Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of Leptodactyloid frogs. *University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication*, **53** : 1-238.

MACGREGOR, H.C., SESSIONS, S.K. & ARNTZEN, J.W., 1990. — An integrative analysis of phylogenetic relationships among newts of the genus *Triturus* (family Salamandridae), using comparative biochemistry, cytogenetics and reproductive interactions. *Journal of evolutionary Biology*, **3** : 329-373.

MCGOWAN, G. & EVANS, S.E., 1995. — Albanerpetontids amphibians from the Cretaceous of Spain. *Nature*, **373** : 143-145.

MEIN, P., 1976. — Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. *Proceedings of the VIth Congress of the Regional Committee on the Mediterranean Neogene Stratigraphy* (J. SENES ed.), Bratislava, non paginé.

MENSI, P., LATTES, A., MACARI, B., SALVIDIO, S., GIACOMA, C. & BALLETTO, E., 1992. — Taxonomy and evolution of European brown frogs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **104** : 293-311.

MEYER, H. VON, 1843. — « Lettre sur divers fossiles, sans titre ». *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, **1843** : 580.

MEYER, H. VON, 1845. — *Zur Fauna der Vorwelt. Fossile Säugethiere, Vögel und Reptilien aus dem Molasse-Mergel von Oeningen*. Frankfurt am Main, vi + 52 p.

MEYER, H. VON, 1851. — Beschreibung der fossilen Decapoden, Fische, Batrachier und Säugethiere aus den tertiären Süsswassergebilden des Nördlichen Böhmens. *Palaeontographica*, **2** : 43-73.

MEYER, H. VON, 1858. — « Lettre sur divers fossiles, sans titre ». *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, **1858** : 202-207.

MEYER, H. VON, 1860. — « Lettre sur divers fossiles, sans titre ». *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, **1860** : 556-560.

MILNER, A.C., MILNER, A.R. & ESTES, R., 1982. — Amphibians and Squamates from the Upper Eocene of Hordle Cliff, Hampshire – a preliminary report. *Tertiary Research*, **4** (4) : 149-154.

MILNER, A.R., 1988. — The relationships and origin of living amphibians. *In* : M.J. BENTON (ed.), *The phylogeny and classification of the Tetrapods. Vol. 1 : Amphibians, Reptiles, Birds. Systematics Association* special vol. n° 35A. Clarendon Press, Oxford : 59-102.

MILNER, A.R., 1993. — Amphibian-grade Tetrapoda. *In* : M.J. BENTON ed., *The fossil record 2*. Chapman & Hall, Londres : 665-679.

MLYNARSKI, M., 1976. — *Discoglossus giganteus* Wettstein-Westersheimb, 1955 (Discoglossidae, Anura) from the Miocene of Przeworno in Silesia (Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia*, **21** (1) : 1-12.

MLYNARSKI, M., 1984. — Notes on the amphibian and reptile fauna of the Polish Miocene. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **27** (8) : 127-148.

MLYNARSKI, M., SZYNDLAR, Z., ESTES, R. & SANCHÍZ, B., 1982. — Lower vertebrate fauna from the Miocene of Opole (Poland). *Estudios geológicos*, **38** : 103-119.

NAVAS, L., 1922. — Algunos fossiles de Libros (Teruel). *Boletín de la Sociedad ibérica Cienc. nat.*, **21** : 52-61.

NESSOV, L. A., 1981. — Urodèles et anoures crétacés du désert du Kizylkum. *In* : N. B. ANANJEVA & L. J. BORKIN (eds), Fauna i Ekologija Amfibij i Reptilij palearkticheskoj Azii. *Akademija Nauk SSSR, Trudy Zoologiceskogo Instituta* (en russe), **101** : 57-88.

NESSOV, L. A., 1988. — Late Mesozoic amphibians and lizards of Soviet Middle Asia. *In* : Z. SZYNDLAR éd., Festschrift for Marian Mlynarski. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **31** (16) : 475-486.

NEVEU, A., 1989. — *Rana esculenta - Rana lessonae, Rana perezi*. *In* : J. CASTANET & R. GUYÉTANT (coord.), Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France. *Société herpétologique de France*, Paris : 86-89.

Source : MNHN, Paris

NOBLE, G., 1928. — Two new fossil Amphibia of zoogeographic importance from the Miocene of Europe. *American Museum Novitates*, **308** : 1-13.

NUSSBAUM, R.A. & BRODIE, E. D. Jr, 1982. — Partitioning of the salamandrid genus *Tylototriton* Anderson (Amphibia : Caudata) with a description of a new genus. *Herpetologica*, **32** (2) : 320-332.

POMEL, A., 1853. — *Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire*. J.B. Baillières, Paris.

RAGE, J.C., 1984. — Are the Ranidae (Anura, Amphibia) known prior to the Oligocene ? *Amphibia-Reptilia*, **5** (3-4) : 281-288.

RAGE, J.C., 1988. — Le gisement du Bretou (phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Éocène supérieur. I. Amphibiens et Reptiles. *Palaeontographica*, A, **205** : 3-27.

RAGE, J.C. & SAINT-GIRONS, H., 1989. — Données biogéographiques : mise en place de la faune et facteurs actuels de la répartition. *In* : J. CASTANET & R. GUYÉTANT (coord.), Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France. *Société herpétologique de France*, Paris : 29-32.

RAGE, J.C. & VERGNAUD-GRAZZINI, C., 1972. — Position systématique de *Diplopelturus ruscinensis* Depéret (Amphibia, Anura). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, **73**, Sc. Terre 12 : 83-88.

RAGE, J.C. & VERGNAUD-GRAZZINI, C., 1978. — La poche à phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de Vertébrés du Ludien supérieur. 2. Amphibiens. Étude préliminaire. *Palaeovertebrata*, **8** (2-4) : 175-179.

ROCEK, Z., 1980a. — Cranial anatomy of frogs of the family Pelobatidae Stannius, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics. *Acta Universitatis Carolinae-Biologica*, **1-2** : 1-164.

ROCEK, Z., 1980b. — A contribution to the systematics of European ranid frogs (Amphibia, Ranidae) on the basis of the *incrassatio frontoparietalis*. *Vestník Ceskoslovenské Spolecnosti Zoologické*, **44** : 219-229.

ROCEK, Z., 1994. — Taxonomy and distribution of Tertiary discoglossids (Anura) of the genus *Latonia* v. Meyer, 1843. *Geobios*, **27** (6) : 717-751.

RUSSELL, D., BONDE, N., BONÉ, É., BROIN, F. DE, BRUNET, M., BUFFETAUT, É., CORDY, J.M., CROCHET, J.Y., DINEUR, H., ESTES, R., GINSBURG, L., GODINOT, M., GROESSENS, M.C., GIGASE, P., HARRISON, C.J.O., HARTENBERGER, J.L., HOCH, E., HOOKER, J.J., INSOLE, A.N., LANGE-BADRÉ, B., LOUIS, P., MOODY,, R., RAGE, J.C., RÉMY, J., ROTHAUSEN, K., SIGÉ, B., SIGOGNEAU-RUSSELL, D., SPRINGHORN, R., SUDRE, J., TOBIEN, H., VIANEY-LIAUD, M., VINKEN, R. & WALKER, C.A., 1982. — Tetrapods of the Northwest European Tertiary Basin. *Geologisches Jahrbuch*, A, **60** : 5-74.

SAHNI, A., KUMAR, K., HARTENBERGER, J.L., JAEGER, J.J., RAGE, J.C., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M., 1982. — Microvertébrés nouveaux des Trapps du Deccan (Inde). Mise en évidence d'une voie de communication terrestre entre la Laurasie et l'Inde à la limite Crétacé-Tertiaire. *Bulletin de la Société géologique de France*, **24** (5/6) : 1093-1099.

SANCHÍZ, B., 1977. — Catalogo de los anfibios fosiles de Espana. *Acta geologica hispanica*, **12** (4-6) : 103-107.

SANCHÍZ, B., 1978. — Nuevos restos fosiles de la familia Pelodytidae (Amphibia, Anura). *Estudios geológicos*, **34** : 9-27.

SANCHÍZ, B., 1983. — The fossil record of living European amphibians. *2nd ordinary general Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*, Sept. 1983, Leon, 1 p.

SANCHÍZ, B., 1988. — On the presence of zygosphene-zygantrum vertebral articulations in salamandrids. *In* : Z. SZYNDLAR (ed.), Festschrift for Marian Mlynarski. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **31** (16) : 493-504.

SANCHÍZ, B., 1989. — Batracofaunas cenozoicas de Grecia continental. *IV Congreso de la Sociedad Herpetológica Española*, Madrid : 89.

SANCHÍZ, B. & MLYNARSKI, M., 1979a. — Pliocene Salamandrids (Amphibia, Caudata) from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **24** (4) : 175-188.

SANCHÍZ, B. & MLYNARSKI, M., 1979b. — Remarks on the fossil Anurans from the Polish Neogene. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **24** (3) : 153-174.

SANCHÍZ, B. & SZYNDLAR, Z., 1984a. — Filogeneza *Triturus marmoratus*. *Sprawozdania z posiedzen komisji naukowych, Polska Akademia Nauk*, Cracovie, **26** (1-2) : 173.

SANCHÍZ, B. & SZYNDLAR, Z., 1984b. — Pleistocene amphibian fauna from Kozi Grzbiet in the Holy Cross Mts. *Acta Geologica Polonica*, **34** (1-2) : 51-60.

SCHLEICH, H. H., 1985. — Zur Verbreitung tertiärer und quartärer Reptilien und Amphibien. I. Süddeutschland. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, **4** : 67-149.

SCHLOSSER, M. 1922. — Untermiocäne Wirbeltierreste aus einer Spalte im Jurakalk von Oberkochen in Württemberg. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie*, 1922 : 57-60.

SCHMIDT-KITTLER, N. (ed.), 1987. — European reference levels and correlation tables. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, **10** : 15-31.

SEIFFERT, J., 1972. — Ein Vorläufer der Froschfamilien Palaeobatrachidae und Ranidae im Grenzbereich Jura-Kreide. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **1972** (2) : 120-131.

SPINAR, Z.V., 1972. — *Tertiary frogs from Central Europe*. W. Junk, La Haye.

SPINAR, Z.V., 1975a. — A new representative of the genus *Neusibatrachus* Seiffert, 1972 (Anura) from the Miocene at Devinska Nová Ves and some considerations on its phylogeny. *Casopis pro Mineralogii a Geologii*, **20** : 59-68.

SPINAR, Z.V., 1975b. — *Miopelobates fejfari* n. sp., a new representative of the family Pelobatidae (Anura) from the Miocene of Czechoslovakia. *Vestník ústredního ústavu geologického*, **50** : 41-45.

Source : MNHN, Paris

SPINAR, Z.V., 1976. — Endolymphatic sacs and dorsal endocranial pattern : Their significance for systematics and phylogeny of frogs. *Vestnik ústredního ústavu geologického*, **51** : 285-290.

SPINAR, Z.V., 1978. — *Latonia kolebabi* Spinar, 1976 (Amphibia) and remarks on the « genus *Miopelobates* ». *In* : V. POKORNY (ed.), *Paleontologická Konference '77*. Univerzita Karlova, Prague : 289-303.

SPINAR, Z.V. & TATARINOV, L.P., 1986. — A new genus and species of discoglossid frog from the Upper Cretaceous of the Gobi Desert. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **6** (2) : 113-122.

STEFANO, G. de, 1903. — Sui batraci urodeli delle fosforiti del Quercy. *Bolletino della Societa Geologica Italiana*, **24** : 17-67.

TAYLOR, E.H., 1941. — A new Anuran from the Middle Miocene of Nevada. *University of Kansas, Science Bulletin*, **27** : 61-69.

THORN, R., 1968. — *Les salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord*. Lechevalier, Paris.

TROSCHEL, F.H., 1861. — Uebersicht aller bisher aus der Braunkohle des Siebengebirges beschriebenen fossilen Thiere. *Sitzungsberichte der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde*, **1860** : 55-56.

TRUEB, L. & CLOUTIER, R., 1991. — A phylogenetic investigation of the Inter- and Intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia : Temnospondyli). *In* : H.P. SCHULTZE & L. TRUEB (eds), Origins of the higher groups of Tetrapods. *Comstock Publishing Associates, Cornell University Press*, Ithaca : 223-312.

VERGNAUD-GRAZZINI, C., 1970. — Les Amphibiens fossiles du gisement d'Arondelli. *Palaeontographia Italica*, **66** : 47-65.

VERGNAUD-GRAZZINI, C. & HOFFSTETTER, R., 1972. — Présence de Palaeobatrachidae (Anura) dans des gisements tertiaires français. Caractérisation, distribution et affinités de la famille. *Palaeovertebrata*, **5** (4) : 157-177.

VERGNAUD-GRAZZINI, C. & MLYNARSKI, M., 1969. — Position systématique du genre *Pliobatrachus* Fejérváry 1917. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **268**, D : 2399-2402.

VERGNAUD-GRAZZINI, C. & WENZ, S., 1975. — Les Discoglossidae du Jurassique supérieur du Montsech (Province de Lérida, Espagne). *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **61** (1) : 19-36.

VILLALTA COMELLA, J.F. de, 1957. — *Eodiscoglossus santonjae* Vill., la Rana mas antigua conocida, que la sido encontrada en el Jurasico superior de Santa Maria de Meya (Lerida). *In* : MELENDEZ B., *La evolution biologica*. Fax, Madrid : 146.

WEGNER, R.N., 1913. — Tertiaer und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien). *Palaeontographica*, **60** : 175-274.

WEITZEL, K. VON, 1938. — *Propelodytes wagneri* n. g. n. sp., ein Frosch aus dem Mitteleocän von Messel. *Notizblatt der Hessischen Geologischen Landesanstalt zu Darmstadt*, **19** (5) : 42-46.

WESTPHAL, F., 1980. — *Chelotriton robustus* n. sp. ein Salamandride aus dem Eozän der Grube Messel bei Darmstadt. *Senckenbergiana lethaea*, **60** (4/6) : 475-487.

WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, O., 1955. — Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (CSR), Amphibia (Anura) et Reptilia. *Sitzungsberichte - Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch - naturwissenschaftliche Klasse*, **164** (10) : 804-815.

WUTTKE, M., 1992. — Amphibia at Lake Messel : salamanders, toads, and frogs. *In* : S. SCHAAL & W. ZIEGLER (eds), *Messel : An insight into the history of life and of the Earth*. Clarendon Press, Oxford : 95-98.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

11

Les Chéloniens de Sansan

France DE LAPPARENT DE BROIN

Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de Paléontologie, UMR 8569 du CNRS
8, rue Buffon, F-75005 Paris

RÉSUMÉ

Le gisement de Sansan a livré les restes de cinq espèces de tortues, une Chelydridae et quatre Testudinidae. La Chelydridae est *Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935), une grande forme d'eau douce relativement abondante. Parmi les Testudinidae, trois sont des Geoemydinei d'eau douce ou semi-terrestres, *Clemmydopsis turnauensis* (Meyer, 1858), une petite forme très abondante, *Ptychogaster (Ptychogaster) sansaniensis* (De Stefano, 1902), une forme de taille moyenne très peu abondante, et *P. (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931), une petite forme peu abondante. La quatrième est une Testudinidae terrestre, abondante, *Paleotestudo canetotiana* (Lartet, 1851), pour laquelle un nouveau genre est créé. Les grandes formes de Testudinidae terrestres ne sont pas représentées. Il faut aussi noter l'absence à Sansan des formes aquatiques *Trionyx* et *Mauremys*, toujours représentées dans les gisements paléogènes et néogènes plus anciens. En outre, Sansan est le dernier gisement français miocène à avoir livré *Chelydropsis*. Ces formes d'eau douce reviendront au Plio-Pléistocène. L'ensemble des tortues de Sansan est représentatif d'un milieu européen miocène moyen-supérieur sous climat intertropical à subtropical : mais la raréfaction puis l'absence de certains taxa, au profit du développement des petites formes terrestres et aquatiques – semi-terrestres, indiquent une modification climatique importante avec assèchement à la fin du Miocène moyen et au Miocène supérieur, modification sensible en France dès la zone MN 6 à Sansan et que l'on constate un peu plus tard plus à l'est en Europe.

ABSTRACT

The Chelonians of Sansan.

Five taxa of turtles are found in Sansan, a chelydrid and four testudinids. A list of the Sansan material is given for each form and diagnoses and comments are made to complete the data of Broin, 1977. The chelydrid *Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935), is a large freshwater form, relatively well represented in Sansan. The species belongs to the *Chelydropsis murchisoni* group, with large alleviated carapaces and anteriorly widened epiplastra. It is shown how the European-eastern Mediterranean Basin *Chelydropsis* group is separated from the American chelydrid group and not related to *Platysternon*. *Chelydropsis sansaniensis* is compared to other species in the late Miocene of Europe and appears to be less evolved than the species *murchisoni* (limb notches not so emarginated and epiplastra not so widened). Among the Testudinidae, three are Geoemydinei, freshwater or semiterrestrial turtles. *Clemmydopsis turnauensis* (Meyer, 1858), is a small, very abundant form and well known in Europe during late Miocene times. The species is newly defined by comparison with the other European species, on the basis of the progressive reduction in width of the costo-vertebral scutes. A list of the individual variations is given and possible relations with other European late Miocene and Plio-Pleistocene forms are evoked. *Ptychogaster (Ptychogaster) sansaniensis* (De Stefano, 1902), a medium sized

de Lapparent de Broin, F., 2000. — Les Chéloniens de Sansan. *In* : L. Ginsburg (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 219-261. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

box-turtle, is only represented by three specimens. The two subgenera, *Ptychogaster* and *Temnoclemmys*, are compared and defined. The species, known only from Sansan, is differentiated from the other known species, all from the Tertiary of Europe, on the basis of its long gulars relative to the humeral scutes. *P. (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931), another box-turtle, is also not very abundant at Sansan but well known during late Miocene times in Europe. It is much smaller than *Ptychogaster s.s.* and the angular epiplastra are not so dorsally concave. Other possible European species of the subgenus are briefly examined. The fourth testudinid of Sansan is *Paleotestudo canetotiana* (Lartet, 1851), a rather small terrestrial form, abundant at the Sansan locality. *Paleotestudo* is a new genus erected for this species and for *Emys mellingi* Peters, 1869, from the Orleanian localities of Eibiswald (Austria) and Baigneaux-en-Beauce (France). Its characters of palaearctic *Testudo* are given and it is differentiated from the other *Testudo* lineages of the Neogene of Europe and the Mediterranean Basin. Its carapace has vertical borders that are not raised posteriorly and anteriorly, with a short posterior plastral lobe without hinge and a gular pocket under the bent back gular lip. *Paleotestudo canetotiana* has particularly thick plates and its gular dorsal lip is not as wide and not as long as in *P. mellingi*. The lack of giant terrestrial testudinids is noticeable in Sansan. The combination of the five taxa of turtles of Sansan is representative of a middle-late Miocene European environment under an intertropical or subtropical climate. Sansan is the first French Tertiary locality without the freshwater genera *Trionyx* and *Mauremys* and the last one with *Chelydropsis*, meanwhile small semiterrestrial or aquatic forms and small terrestrial forms abound. This indicates a climatic modification implying a drying in Europe that is attested in France, at MN 6 zone, a little before more eastern European localities, and that lasted until Pliocene times. Therefore, Sansan is at the hinge between the first Neogene period and the second Neogene period of Tertiary times.

INTRODUCTION

La collection du Laboratoire de Paléontologie du Muséum comporte environ 2000 pièces de tortues de Sansan, fragmentaires pour la plupart. Quelques-unes sont dues à d'anciennes récoltes et ont été données au Muséum en 1861. Mais la plus grande partie de ces spécimens provient des fouilles de F.M. Bergounioux et F. Crouzel (Institut Catholique de Toulouse), puis de L. Ginsburg (MNHN) et F. Duranthon (MHNT) au cours des trente dernières années.

Lartet (1851) fut le premier à faire connaître la présence d'espèces nouvelles de tortues à Sansan et dans sa région, par une liste nominative accompagnée de très brefs commentaires descriptifs. Les tortues de Sansan ont été ensuite partiellement décrites et figurées par De Stefano (1902), Bergounioux (1935), Bergounioux & Crouzel (1965), outre des mentions par divers autres auteurs tel Gervais (1859). Grâce à la récolte de nouveau matériel dans les années 60, nous avions déjà eu l'occasion (Broin, 1977) de redécrire en détail une partie du matériel, celui de la famille des Chelydridae, et de donner une révision préliminaire avec figuration des représentants de la famille des Testudinidae, alors séparés en Testudinidae et Emydidae, validant seulement une partie des espèces créées par Lartet. Depuis, de nombreux autres spécimens ont été récoltés, sans toutefois mettre au jour de nouveaux taxa, et le dégagement des pièces données autrefois au Muséum et vues par De Stefano (1902) a été réalisé. La taxonomie des espèces de tortues a quelque peu changé depuis l'avènement du cladisme et quelques détails de détermination nécessaires sont ajoutés aux diagnoses et à la désignation des types et figurés. Le matériel européen n'étant pas entièrement préparé, une révision ultérieure devra être menée pour compléter les données.

Abréviations

BM, NH, British Museum, Natural History (Natural History Museum). MNB, Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität Berlin, Institut für Paläontologie. MNHN, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris : AC, laboratoire d'Anatomie Comparée, P, laboratoire de Paléontologie, H, laboratoire de Zoologie des Reptiles et Amphibiens. MHNB, Muséum d'Histoire naturelle de Bordeaux. MHNT, Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse. SMNS, Staatliches Museum für Naturkunde-Stuttgart.

Source : MNHN, Paris

SYSTÉMATIQUE

Ordre CHELONII Brongniart, 1800

Infra-ordre CRYPTODIRA Cope, 1868

Famille CHELYDRIDAE Gray, 1831

Genre ***CHELYDROPSIS*** Peters, 1868

ESPÈCE-TYPE. — *Chelydropsis carinata* Peters, 1868, figurée Peters, 1869, pl. 1, Eibiswald, Wies (Autriche), Miocène moyen, Orléanien, MN 5.

DIAGNOSE. — Chelydridae à tête globuleuse à l'arrière, différant des formes américaines par son museau à bord arrondi à l'avant sans courbure inférieure du bec, ses bords latéraux non divergents (bord postérieur du pariétal modérément large), le long contact pariétal-postorbitaire (longue couverture temporale), la mandibule à surfaces masticatrices élargies et concaves, à surface articulaire relativement longue.

À la différence de *Protochelydra* Erickson, 1973 et *Chelydra* Schweiger, 1812, crâne plus couvert et plus élevé à l'arrière, participation du jugal au bord ventral latéral de la joue, constante ou presque, plus faible que chez les formes américaines. A la différence de *Chelydra* et *Macroclemys* Gray, 1855, jugal le plus souvent exclu du bord orbitaire, pas de fontanelles centrales plastrales, moindre raccourcissement des ponts, processus hyoplastraux beaucoup moins réduits, atteignant les périphériques 3 à 4, série neurale plus régularisée (neurales 2 à 7 hexagonales à petits côtés antérieurs avec quelques petites irrégularités seulement), processus nucaux étendus jusqu'aux périphériques 2 ou 3, touchant presque ou le plus souvent ne touchant pas les extrémités libres des côtes 2 des pleurales 1. Entoplastron massif bien ossifié ventralement. En outre, à la différence de *Macroclemys*, ptérygoïdes non fortement étrécis, absence de carènes longitudinales dorsales latérales, remplacées par deux bombements, pas de supramarginales. A la différence de *Chelydra*, encoche pygale modérément large n'atteignant pas les sutures pygale-périphériques 11. Bord postérieur en dents de scie (différence avec *Protochelydra* ?).

Le genre *Chelydropsis* est représenté en Europe et en Asie de l'Oligocène au Pliocène (MN 16).

Le genre comporte globalement deux groupes d'espèces (BROIN, 1977) avec des formes intermédiaires par certains caractères (distribution en mosaïque d'une partie des caractères), le groupe Stampien-Miocène inférieur *C. decheni-C. sanctihenrici* à épiplastrons étroits antérieurement et formes massives et le groupe Miocène moyen-Pliocène *C. murchisoni* (Bell, 1832) à épiplastrons larges antérieurement et formes allégées (os minces, fontanelles chez les adultes) auquel appartient l'espèce *C. sansaniensis*. Les données de BROIN (1977) restent valables. Rappelons que le groupe *C. murchisoni* a de plus grandes formes, à os plus minces dans l'ensemble, des périphériques antérieures plus rectangulaires, les fontanelles juvéniles pleuro-périphériques se maintiennent jusque dans les plus grandes formes, les dents de scie sont plus larges, plus aiguës et l'encoche pygale plus large, le pont plus court et les processus plastraux moins étendus, les épiplastrons sont fortement élargis à l'avant, l'entoplastron plus long et plus étroit, les xiphiplastrons ont des bords moins courbés formant une pointe postérieure plus aiguë. Deux espèces suffisamment connues du groupe (*C. murchisoni* et *C. sansaniensis*) ont des fontanelles plastrales latérales, entre les hyo-hypoplastrons et les périphériques 4-5 du pont, de même que l'espèce *C. decheni* (Meyer, 1852) de l'autre groupe. L'espèce *C. pontica* (Tarashchuk, 1971) est à rattacher au groupe *C. murchisoni* par la morphologie du crâne, seul connu. L'espèce-type *C. carinata* a une grande taille et des sillons dédoublés comme *C. sansaniensis* mais elle paraît plus massive car apparemment dépourvue de fontanelles comme les espèces du groupe *C. sanctihenrici* Broin, 1977 : l'absence de conservation du plastron (épiplastrons larges ou étroits antérieurement ?) et du crâne ne permet pas de la situer clairement. De

Source : MNHN, Paris

même, les spécimens d'Artenay, MN 4, dont les restes de carapace sont du type du groupe *C. sanctihenrici* mais la mandibule du type du groupe *C. murchisoni* : le processus coronoïde est beaucoup plus élevé, les surfaces masticatrices sont plus dilatées à l'arrière, leur bord externe ourlé, (comparer BROIN, 1977, pl. 37, fig. 6 et 9-10 et pl. 38, fig. 13 et 4, 11-12) et le crâne devait être plus allongé, sûrement relativement plus fort que dans l'autre groupe. Il y a un parallélisme entre le passage de *Chelydra* à *Macroclemys* et le passage du groupe *C. sanctihenrici* au groupe *C. murchisoni*. Mais la connaissance des espèces des deux groupes est insuffisante : la distinction de deux genres au moins, correspondant éventuellement à chaque groupe, est impossible dans l'état actuel du matériel. S'il y avait lieu de distinguer un genre à épiplastrons étroits d'un autre à épiplastrons larges, notons que l'on ne pourrait retenir le nom de *Chelydropsis* pour l'un d'eux, puisque les épiplastrons de l'espèce-type *C. carinata* ne sont pas connus.

Chelydropsis sansaniensis (Bergounioux, 1935)

Fig. 1, 2

? : *Emys sansaniensis* Lartet, 1851 : 38.
Trionyx (Axestus) sansaniensis Bergounioux, 1935 : 151.
Broilia denticulata Bergounioux, 1932. - BERGOUNIOUX & CROUZEL, 1965 : 179-180, uniquement fig. 16.
Broilia robusta Bergounioux & Crouzel, 1965, *pro parte* : 168-178, fig. 6-14, *non* fig. 7 et 15.
Leptochelys braneti Bergounioux & Crouzel, 1965 : 165-167, fig. 5.
Chelydropsis sansaniensis (Bergounioux, 1935). — BROIN, 1977 : 24, 281-293, fig. 43-46 ; pl. 37, fig. 1-3 ; pl. 38, fig.1-10.

LOCALITÉ ET HORIZON STRATIGRAPHIQUE. — Sansan, Gers, France. Miocène moyen, Astaracien moyen, MN 6.

DIAGNOSE. — Espèce du groupe *C. murchisoni* (de grande taille, à os minces, à fontanelles pleuro-périphériques persistantes à l'état adulte et à épiplastrons élargis à l'avant), se distinguant de cette espèce par : l'élargissement de ces épiplastrons un peu moins marqué, gardant un bord latéral plus arrondi (bords des deux épiplastrons encore un peu convergents vers l'avant) ; l'encoche du sillon gularo-huméral bien marquée ; ses encoches axillaires et inguinales un peu moins profondes et ses processus moins réduits (les hyoplastraux, ou tout au moins leurs ligaments, s'étendent jusqu'aux périphériques 4 au lieu des périphériques 3 chez *C. murchisoni*) ; les extrémités des processus hyoplastraux moins fins à l'avant ; à la différence de *C. murchisoni* d'Oeningen, comme ceux de *C. murchisoni* de Steinheim et d'Unterwohlbach, pas d'angle au bord latéral du xiphiplastron. Comme chez l'espèce-type *C. carinata* (grande forme sans fontanelles persistantes et paraissant plus massive, à os plus épais mais connue par la carapace dorsale seule), sillons des écailles dorsales dédoublés voire multiples.

MATÉRIEL DE SANSAN. — Il comporte les restes d'un nombre indéterminé d'individus : au moins 10, mais probablement beaucoup plus, car des pièces isolées ont été trouvées chaque année tout au long des fouilles de Sansan. La plupart sont très fragmentaires, étant donné la fragilité de la carapace et du plastron de *Chelydropsis sansaniensis*.

— Fragment médial d'hyo-hypoplastron droit, MHNT SAN 1163, Coll. LARTET, Fig. 1, holotype (donné par BERGOUNIOUX, 1935, pour un fragment de xiphiplastron).

— Collection MNHN (P).

Crâne, 6 fragments (BROIN, 1977 : pl. 38, fig. 5-10) :

- carré gauche, SA 2014,
- préfrontal droit, SA 2021,
- postorbitaires gauche et droit, SA 2019 et SA 2020,
- pariétal gauche, SA 2013.

Mandibule, 6 fragments de dentaires dont SA 2015 et 2012 (BROIN, 1977 : pl. 38, fig. 3-4) et 1 fragment d'articulaire et 1 dentaire gauche.

Source : MNHN, Paris

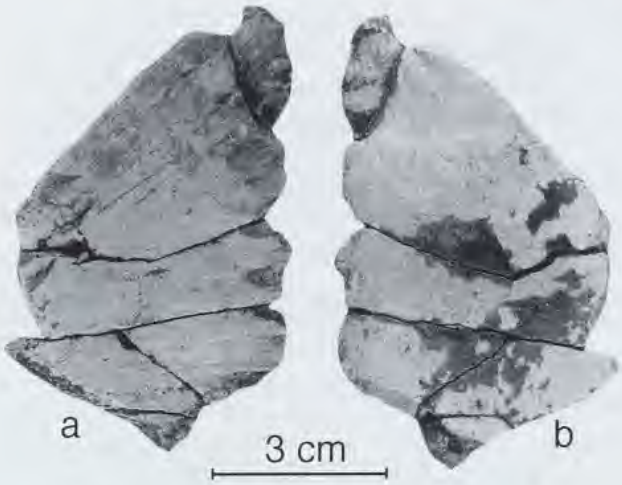


Fig. 1. — *Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935). Holotype, holotype de *Trionyx (Axestus) sansaniensis* Bergounioux, 1935 ; MHNT, SAN 1163, fragment médial d'hyo-hypoplastron droit, a, b, faces ventrale et dorsale.

Fig. 1. — Chelydropsis sansaniensis *(Bergounioux, 1935). Holotype, holotype of* Trionyx (Axestus) sansaniensis *Bergounioux, 1935 ; MHNT, SAN 1163, medial part of the right hyo-hypoplastron, a, b, ventral and dorsal views.*

Hyoïde : 2 cornes.

Carapace avec plastron, SA 2265, Fig. 2 (Broin, 1977 : Fig. 43-44, pl. 37, fig. 1-3, pl. 38, fig. 1-2).

Portion de carapace avec périphériques antérieures, un épiplastron, un humérus et restes d'une scapula, SA 2032 (Bergounioux & Crouzel, 1965 : fig. 10-11).

Fragment de carapace, SA 2050 (Bergounioux & Crouzel, 1965 : fig. 14 ?),

Périphériques dont celles mentionnées par Bergounioux & Crouzel, 1965 : 179 (fig. 16).

Fragments isolés de carapace et de plastron : plus de cent.

Fragment latéral d'hyo-hypoplastron droit (processus plastraux) SA 2023, holotype de *Leptochelys braneti* Bergounioux & Crouzel, 1965 (p. 165-167, fig. 5).

Vertèbres, 56 dont 18 figurées dans la « queue » de *Broilia robusta* Bergounioux & Crouzel, 1965 (fig. 6 et fig. 8 et 9), composite de *Chelydropsis* (cou et queue) et de mammifère (vertèbre en position antérieure sur la « queue » fig. 6 et fig. 7) :

- 11 cervicales dont une cervicale 5 intercalée en troisième position *in* Bergounioux & Crouzel (1965), fig. 6 ;
- 4 dorsales platycoeles dont l'une intercalée *in* Bergounioux & Crouzel (1965), fig. 6 ;
- 1 sacrée platy-convexe, intercalée *in* Bergounioux & Crouzel (1965), fig. 6 ;
- 41 caudales (dont 15 *in* Bergounioux & Crouzel, 1965 : fig. 6) : 2 caudales 2 ou 3 procoeles, 2 caudales 3 ou 4 amphicoeles, 37 caudales opisthocoeles antérieures (une antérieure, *in* Bergounioux & Crouzel, 1965 : fig. 8) à postérieures (une postérieure *in* Bergounioux & Crouzel, 1965 : fig. 9).

Ceintures : plusieurs éléments scapulaires et ilions.

Membres : en éléments isolés, plusieurs humérus dont SA 2032, SA 2149 et SA 2147 (Bergounioux & Crouzel, 1965 : fig. 11-12), ulnas, carpiens, fémurs, tibias, fibulas, tarsiens, métatarsiens, phalanges antérieures et postérieures, dont un doigt (Bergounioux & Crouzel, 1965 : fig. 13).

Discussion. — Les diagnoses révisées du genre et de l'espèce ont été données par Broin (1977 : 249). Depuis, nous avons eu connaissance de plusieurs faits qui nous ont amenés à la préciser et à resituer l'espèce *C. sansaniensis* dans un groupe monophylétique européen distinct du groupe américain.

— Les travaux de Pidoplishchko & Tarashchuk (1960) et de Tarashchuk (1971) sur *Macrocephalochelys pontica*, décrivent deux crânes. Le premier, partiel, provient du « Pontien » de la Montagne de Chkodova, près d'Odessa, Ukraine (Ruscinien, MN 15 ?), le second, complet, provient du « Pontien »

Source : MNHN, Paris

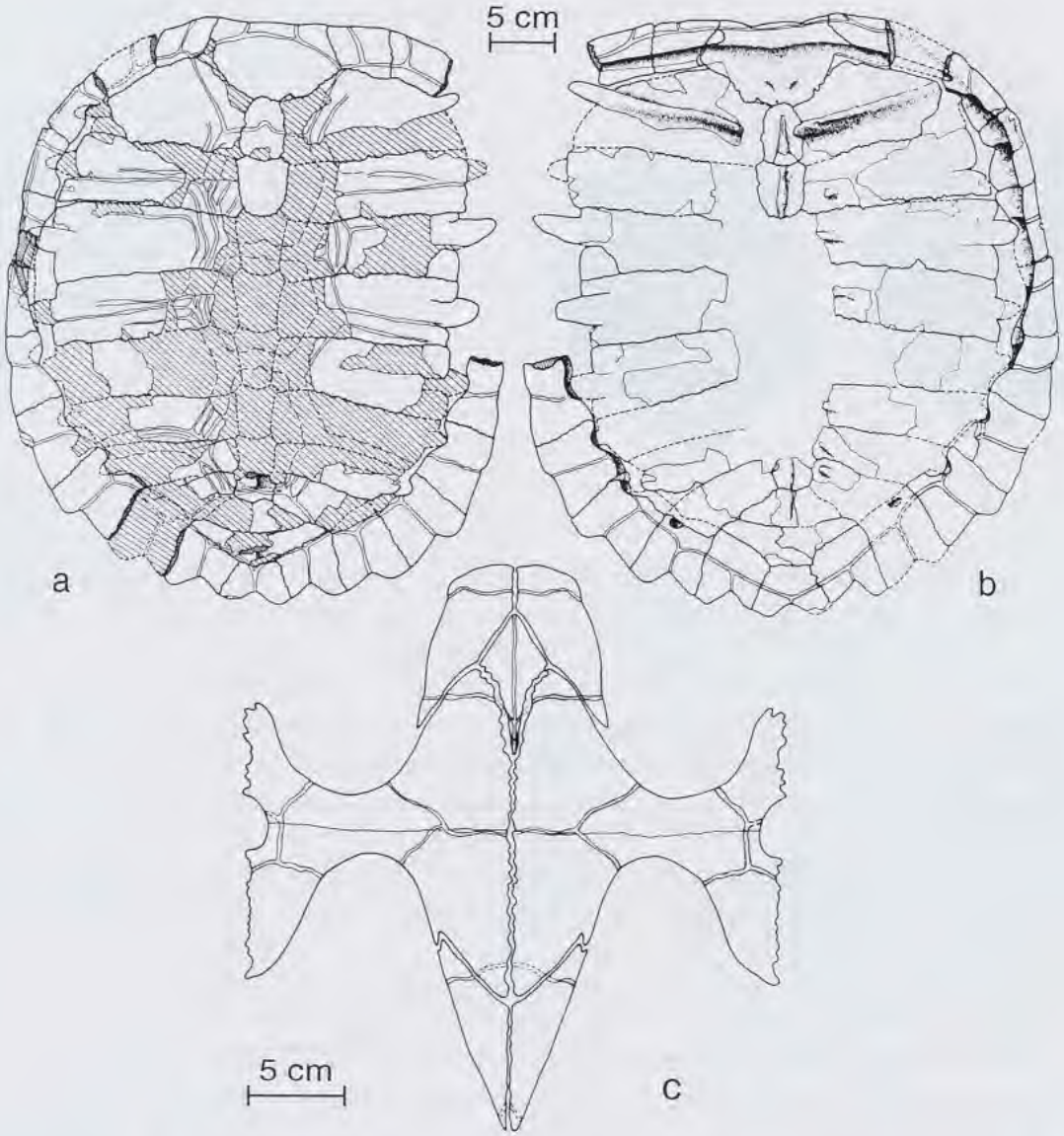


FIG. 2. — *Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935). MNHN, SA 2265, a, b, carapace dorsale, faces dorsale et ventrale, c, plastron, face ventrale.

FIG. 2. — Chelydropsis sansaniensis *(Bergounioux, 1935). MNHN, SA 2265, a, b, carapace, dorsal and ventral views, c, plastron, ventral view.*

de la région de Saks, Crimée, Ukraine ; nous avons aussi eu connaissance des travaux de KHOZACKIJ & REDKOZUBOV (1989) sur les tortues de Moldavie, notamment un dentaire figuré, du Pliocène moyen, MN 16 ?, de Moldavie, attribué à *Macrocephalochelys pontica* et conforme à celui des grandes formes de *Chelydropsis*. Ces travaux nous permettent de comparer les restes partiels de crânes et mandibules de *Chelydropsis* de Sansan et autres localités européennes à cette forme ukrainienne qui s'en révèle synonyme au niveau du genre ; cette synonymie avait d'ailleurs déjà été mentionnée par CHKHIKVADZE (1971a, b) (mais passée inaperçue aux yeux de GAFFNEY, 1975) et confirmée par BROIN (1977) au vu du travail de GAFFNEY (1975).

Source : MNHN, Paris

— Nous avons pris connaissance de la description de matériel du Miocène moyen, Astaracien, MN 7, d'Allemagne, provenant de Steinheim (MLYNARSKI, 1980a), et d'Unterwohlbach (GAFFNEY & SCHLEICH, 1994), et de la détermination d'un spécimen du Miocène moyen de Przeworno II, Silésie, Pologne, MN 8, par MLYNARSKI (1981a,b ; 1985). Le matériel de Steinheim est attribué par MLYNARSKI (1980a) à une nouvelle sous-espèce, *C. murchisoni staeschei*, un peu plus récente que l'espèce nominale *C. murchisoni*, d'Oeningen, Allemagne, Astaracien, base de MN 7 ; de nouveau, *Macrocephalochelys* y est mis à juste titre en synonymie avec *Chelydropsis*. La sous-espèce *C. murchisoni staeschei* est fondée sur deux caractères du crâne et de la mandibule mais comme ces deux-ci ne sont pas connus chez l'espèce *C. murchisoni*, la définition est inadéquate. L'observation du matériel de Steinheim conservé à Stuttgart et la comparaison avec le matériel de Sansan ne permet pas de confirmer la valeur de ces deux caractères.

* L'un d'eux concerne la présence d'une écaille impaire médiale à cheval sur les frontaux, le *scutellum interfrontale* : cette écaille a pu être observée sur le spécimen NMS 53974 conservé à Stuttgart, comme sur le spécimen du Musée de Bâle figuré par MLYNARSKI (1980a) (pl. II, A), mais pas sur les autres spécimens, tel le n° NMS 53973, bien conservé pourtant ; c'est donc un caractère inconstant. Comme le frontal de *C. sansaniensis* n'est pas conservé, le caractère ne nous est d'aucune utilité pour la comparaison du matériel de Sansan.

* L'autre caractère donné comme spécifique concerne la plus grande robustesse de l'angle postéro-latéral de la surface masticatrice dentaire, le *processus dentofacialis* : il n'est cependant pas plus développé que celui de *C. sansaniensis* et, comme chez lui, un peu recourbé vers l'arrière (BROIN, 1977 : pl. 38, fig. 4) à la différence des spécimens indéterminés d'Artenay, Orléanien, MN 4 (BROIN, 1977 : pl. 38, fig. 11, 12) et de ceux de l'espèce oligocène *C. sanctihenrici* (BROIN, 1977 : pl. 36, fig. 7, Marseille Saint-Henri, MP 26, et pl. 38, fig. 13, Pech du Fraysse, MP 28). Dans l'état actuel du matériel, *C. sansaniensis* se distingue donc de la sous-espèce *murchisoni staeschei* par les mêmes caractères que ceux la séparant de *C. m. murchisoni* (voir ci-dessous). Par ailleurs, d'après la photographie donnée par MLYNARSKI (1980a, vue latérale, pl. II, A), le maxillaire de *C. m. staeschei* ne rejoignait pas le quadratojugal vers l'arrière ; le jugal gardait une participation, au bord ventral entre maxillaire et quadratojugal, comme chez les spécimens de *Chelydropsis pontica*. Ceci est contraire à la reconstitution de MLYNARSKI (1980a : fig. 6), montrant une prolongation du maxillaire sous le jugal vers le quadratojugal. Or, l'observation du matériel de Steinheim conservé à Stuttgart montre que les six spécimens suffisamment préservés ont toujours une participation du jugal au bord ventral du crâne, entre le maxillaire et le quadratojugal. Il en est de même pour un spécimen de Steinheim conservé au Humboldt Museum de Berlin. Chez tous ces spécimens de Steinheim, la largeur de la participation du jugal au bord ventral est variable du simple au triple. En outre, le nouveau matériel attribué par GAFFNEY & SCHLEICH (1994) à *C. murchisoni*, et provenant de la localité d'Unterwohlbach, comporte deux crânes figurés avec une relativement large participation du jugal au bord ventral, conforme à celle des spécimens de Steinheim. Celle-ci est moins large que chez les formes américaines *Protochelydra* et *Chelydra*, conformément à GAFFNEY & MEYLAN (1988). Enfin un crâne inédit de *Chelydropsis* provenant du Miocène de Tavers, France, MN 5, possède aussi une participation du jugal au bord ventral du crâne, mais très étroite : ce n'est pas le maxillaire qui envoie une lame horizontale vers le quadratojugal, sous le jugal, suivant le dessin de MLYNARSKI (1980a : fig. 6) mais ce sont les maxillaire et jugal qui se rapprochent progressivement vers le bas. Le matériel de Przeworno II attribué à *Chelydropsis murchisoni* par MLYNARSKI (1981a,b) comporte un crâne avec mandibule, presque complet, dessiné en vue latérale droite (MLYNARSKI, 1981b : pl. II, fig. 4 ; repris par MLYNARSKI, 1985 : fig 3, sans description). Le dessin du crâne montre un court contact vertical maxillaire-quadratojugal, avec une longue expansion du maxillaire sous le jugal à la différence de *Platysternon* : si cette morphologie est confirmée, le spécimen de Pologne est désormais le seul cas de *Chelydropsis* présentant la réalisation effective du contact quadratojugal-maxillaire, comme chez *Platysternon*, mais selon une modalité un peu différente.

— La phylogénie des tortues élaborée par GAFFNEY & MEYLAN (1988) reprend la phylogénie de la famille donnée par GAFFNEY (1975) en intégrant la synonymie *Chelydropsis-Macrocephalochelys*, mais d'après le seul travail de PIDOPLISHCHKO & TARASHCHUK (1960) et sans tenir compte des données de BROIN (1977).

Source : MNHN, Paris

Nous n'avons pu observer le matériel de Pologne et d'Ukraine ; de ce fait, la révision de ces espèces n'est pas actualisée. Toutefois, d'après les données des auteurs, nos premières diagnoses révisées en 1977 restent valables. Nous avons seulement intégré quelques caractères du crâne à la diagnose du genre et l'avons formulée différemment en fonction de la position que nous attribuons au genre *Chelydropsis* au sein des Chelydridae, par rapport à celle adoptée par GAFFNEY & MEYLAN (1988). Nous contestons cette position, de même que l'intégration de l'actuel *Platysternon* au sein de la famille et dans la même tribu que *Chelydropsis*.

Dans leur phylogénie des tortues, GAFFNEY & MEYLAN (1988) (reprenant GAFFNEY, 1975) donnent les caractères de la famille des Chelydridae et établissent la progression suivante au sein de la famille, avec création des Chelydrinae, Platysternini et Platysternina :

- *Protochelydra* Erickson, 1973 (Paléocène supérieur du Dakota du Nord, USA) ;
- *Chelydra* (actuel, du Canada à l'Equateur) ;
- *Macroclemys* (actuel, sud-est USA) ;
- *Chelydropsis* (*Macrocephalochelys in* GAFFNEY, 1975) avec *Platysternon* (actuel, Asie du sud-est, de la Chine à la Birmanie ; cartes de répartition des tortues actuelles, IVERSON, 1992).

Pour la tribu des Platysternini, comportant *Macroclemys, Chelydropsis* et *Platysternon,* le contact ou la tendance au contact latéro-ventral du quadratojugal avec le maxillaire (GAFFNEY & MEYLAN, 1988 : contact ou non chez *Chelydropsis*) ne peut pas exactement être considéré comme une bonne synapomorphie suffisante (caractère équivoque) ; le contact est extrêmement rare chez *Chelydropsis*, s'il existe bien chez le spécimen de Pologne (MLYNARSKI, 1985), et la tendance au contact est extrêmement variable comme nous l'avons vu ci-dessus d'après le matériel européen. Mais surtout, il peut être acquis indépendamment de celui de *Platysternon* d'après les autres caractères différentiels suivants.

La sous-tribu des Platysternina, avec *Chelydropsis* et *Platysternon,* ne résiste pas à un examen attentif, même s'il est vrai que leurs crânes se ressemblent beaucoup par :

- leur élévation postérieure ;
- l'éventuelle exclusion du jugal du bord ventral de la joue chez certains *Chelydropsis* (spécimen de Pologne) comme chez *Platysternon* ;
- le long contact pariétal-postorbitaire (voir GAFFNEY, 1975 ; GAFFNEY & MEYLAN, 1988 ; MLYNARSKI, 1981b) : il implique une échancrure postérieure faible. Il n'y a pas lieu de considérer ce caractère comme réversif *a priori* chez toutes les formes considérées. Par réversion, l'échancrure postérieure très forte acquise chez *Protochelydra* faiblirait secondairement d'abord chez *Chelydra* puis chez *Macroclemys* (hypothèse de GAFFNEY, 1975) ; mais, selon nous, elle pourrait être restée primitivement faible chez *Chelydropsis* et *Platysternon* d'après l'orientation des bords latéro-postérieurs des os du toit crânien : les bords latéraux postorbitaires et les sutures pariétal-postorbitaire sont très peu divergents, presque comme chez les Cheloniidae actuels et comme chez diverses formes primitives, à la différence des genres américains.
- l'éventuel contact postorbitaire-maxillaire au bord orbitaire (caractère dérivé), lequel n'est pas constant chez *Chelydropsis* (présent seulement chez cinq sur sept spécimens de *C. murchisoni staeschei* de Stenheim).

Tout un ensemble de caractères distinguent les deux genres et aussi les formes nord-américaines par rapport à *Chelydropsis*. L'examen des caractères en apparence communs montre des différences significatives dans leur réalisation. Pour répondre aux points énumérés ci-dessus, la forme du crâne de *Chelydropsis* est élevée mais globuleuse à l'arrière (quoique modérément chez *C. m. staeschei* de Stenheim), relativement arrondie en vue dorsale ou de profil, au lieu d'être régulièrement élevée et la bordure latérale ventrale jugo-quadratojugale est à peine visible en vue dorsale, contrairement à *Platysternon* et aux formes américaines.

Source : MNHN, Paris

D'autre part, *Platysternon* a un bec maxillo-prémaxillaire recourbé ventralement (caractère dérivé) et un profil antérieur ventral triangulaire, avec une mandibule à bec triangulaire et à facettes triturantes étroites et peu concaves (primitivement), comme chez les trois formes américaines, *Protochelydra*, *Chelydra* et surtout comme chez *Macroclemys* par la forte courbure du bec, *à la différence de* Chelydropsis *dont le museau est plus court et arrondi, sans bec recourbé (primitivement)*. Chez ce dernier, presque toutes les espèces sont connues par la mandibule, le crâne étant bien connu chez certaines d'entre elles seulement, *C. murchisoni staeschei*, le spécimen de Pologne attribué à *C. murchisoni*, *C. pontica* et le nouveau crâne du Miocène moyen de Tavers, France ; il est connu en partie chez *C. sansaniensis*, *C. allingensis*, *C. sanctihenrici* du Pech du Fraysse (*Chelydropsis* sp. *in* BROIN, 1977) ; aucun spécimen n'a acquis de bec maxillaire ou mandibulaire recourbé ; le profil de la mandibule reste toujours arrondi *mais avec des surfaces triturantes devenant relativement larges et concaves* (caractère dérivé qui lui est propre au sein des Chelydridae). La formation d'un bec simplement pointu ou en outre recourbé comme chez les Chelydridae américains et comme chez *Platysternon*, se produit par parallélisme chez de très nombreux groupes de tortues, par exemple chez les Chelonioidea, les Kinosternidae, les Testudinidae et les pleurodires Pelomedusidae et Podocnemididae : il peut donc y avoir parallélisme entre les Chelydridae américains et *Platysternon*. Or, le bec de *Platysternon* a une très faible participation latérale du prémaxillaire, contrairement à celui de *Macroclemys*.

Si l'on reprend les autres caractères de la sous-tribu des Platysternina de GAFFNEY & MEYLAN (1988), l'élargissement antérieur des épiplastrons ne peut pas être commun à *Platysternon* et à *Chelydropsis* s'il n'est pas homologue. La réduction en largeur des épiplastrons (réversion néoténique vers la baguette allongée longitudinalement des clavicules primitives) est extrême dans la région gulaire chez tous les vrais Chelydridae les plus anciens. Elle s'accompagne de la formation d'une saillie gulaire (allongement de la région épiplastrale couverte par les écailles gulaires), y compris chez les premiers *Chelydropsis*, d'où une symphyse épiplastrale longue ; *la région antérieure épiplastrale se réélargit secondairement seulement dans le groupe* C. murchisoni *de* Chelydropsis, le contour restant un peu étranglé au sillon gularo-huméral et les épiplastrons restant très longs, y compris à l'avant (symphyse épiplastrale restant longue), et traversés par le sillon gularo-huméral. Or, ceci est contraire à *Platysternon* où *il n'y a pas d'étranglement gulaire, où le sillon gularo-huméral traverse l'entoplastron, où la symphyse épiplastrale est très courte (primitivement)* ; chez ce dernier, l'élargissement s'est produit à partir d'une surface épiplastrale antérieure courte et non d'une surface déjà allongée en saillie comme chez les Chelydridae. Tous les spécimens de *Chelydropsis*, ceux du Kazhakstan inclus, du Stampien jusqu'au Miocène moyen (jusqu'à l'Orléanien inférieur au moins, non connus chez l'espèce-type *carinata*, Wies-Eibiswald, MN 5 et à Artenay, MN 4) ont encore les épiplastrons étroits (saillie antérieure étroite). *L'élargissement épiplastral de* Chelydropsis *n'est donc pas homologue de celui de* Platysternon.

Chez les Chelydridae, à la différence de *Platysternon*, au caractère de l'allongement de la saillie gulaire-symphyse épiplastrale longue s'ajoutent trois caractères dérivés, essentiels à nos yeux pour les Chelydridae mais aucun des quatre n'étant propre à la famille :

- la réduction postérieure en pointe des xiphiplastrons ;
- le raccourcissement du pont avec échancrures axillaires et inguinales beaucoup plus vastes, plus larges ;
- la jonction des pectorales avec les fémorales.

La carapace de *Chelydropsis* est large à plastron très étroit par son corps central, même chez les formes à épiplastrons élargis antérieurement (Fig. 2) ; en revanche, la carapace de *Platysternon* est relativement étroite par rapport au plastron à corps central élargi à l'avant et à l'arrière (lobes plastraux larges) et à encoches des membres étroites ; la configuration des écailles plastrales est très primitive, notamment par la montée des anales vers les hypoplastrons (LAPPARENT DE BROIN *et al.*, 1996 ; PENG & BRINKMAN, 1993). Ces caractères excluent *Platysternon* de la famille des Chelydridae. On a vu tout au moins que l'élargissement du lobe antérieur n'est pas homologue de celui des Chelydridae et la configuration des écailles est primitive et n'a pas lieu d'être considérée comme réversive. Ces trois caractères

Source : MNHN, Paris

dérivés des Chelydridae existent chez les Kinosternidae (voir notamment les figures d'HUTCHISON & BRAMBLE, 1981) et les deux premiers sont présents chez certains fossiles comme ceux de Mongolie, du Crétacé inférieur (*Hangaiemys hoburensis* Sukhanov & Narmandakh, 1974 ; *Ordosemys leios* Brinkman & Peng, 1993a), et du Paléocène (*Macrobaena mongolica*, Sukhanov & Narmandakh, 1976) ; le premier est présent chez d'autres taxa, par exemple *Sinemys lens*, du Crétacé inférieur de Chine (BRINKMAN & PENG, 1993b).

Chez divers Chelonioidea (voir notamment ZANGERL, 1948-1953 ; MOODY, 1974) l'on peut trouver (ensemble ou séparément) l'étrécissement antérieur et postérieur du plastron, un certain étrécissement des ponts et même un allongement, faible mais net, de la partie symphysaire des épiplastrons mais en avant du sillon gularo-huméral et non pas à sa limite (MOODY, 1974, pl. I et voir de jeunes *Chelonia* et *Lepidochelys* actuels) ; la jonction des pectorales et des fémorales ne se produit jamais chez les Chelonioidea.

La présence d'un long processus nucal est également un caractère dérivé constant et essentiel à la famille des Chelydridae. Ce caractère n'est pas propre aux Chelydridae ; il est présent parfois chez le Dermatémydidé *Dermatemys* (long processus observé sur le type de *Emys berardi* A. Duméril, jeune de *Dermatemys mawii*, MNHN, H, 1868-132) et chez certains Kinosternidae : de petits processus nucaux ont été observés chez plusieurs *Kinosternon* et *Staurotypus*, (MNHN, AC, *K. leucostomum*, 1861-766 et 1911-309, *K. subrubrum*, 1911-72, *S. triporcatus*, 1893-261, et voir MEYLAN & GAFFNEY, 1989) sans que nous sachions actuellement si cette présence est constante ou occasionnelle au sein des espèces. Mais leur longueur et leur position à la base ou au milieu de la face ventrale de la périphérique 1 sont variables suivant les genres, en fonction des caractères morphologiques propres à leurs nucale et périphériques antérieures et différemment de chez les Chelydridae. Chez les Kinosternidae et *Dermatemys*, il n'y a pas d'épiplastrons étroits antérieurement avec étranglement et allongement en saillie en avant, dans la région gulaire. Chez les Kinosternidae, les épiplastrons peuvent être étroits, mais ils sont alors arrondis et plus courts que chez les Chelydridae (symphyse épiplastrale courte), sans saillie gulaire ou à faible saillie plus large, comme chez des Chelonioidea divers (ZANGERL, 1948-1953). Si les épiplastrons des Chelydridae ont gardé ou plutôt réacquis le caractère primitif des longues branches postérieures épiplastrales, comme chez certains Kinosternidae, l'entoplastron reste primitivement long et tribranchu (les branches de l'interclavicule n'étant pas totalement masquées dans l'os dermique ventralement), et il ne devient pas massivement triangulaire comme il l'est chez les Kinosternidae. Comme nous l'avons vu ci-dessus, les épiplastrons sont un peu raccourcis postéro-latéralement chez *Platysternon* et l'entoplastron reste relativement long ; mais il devient ovale et reste proche du bord antérieur plastral : la symphyse épiplastrale reste très courte, à la différence des Chelydridae.

GAFFNEY & MEYLAN (1988) considéraient aussi que *Platysternon* est le groupe-frère de *Chelydropsis* par la présence de trois (au lieu de deux) vertèbres caudales procoeles précédant une vertèbre amphicoele en avant des vertèbres opisthocoeles. Dans ce travail, l'apparition de la procoelie dans les vertèbres 1 et 2 de la queue (présence des deux premières vertèbres caudales procoeles) est considérée comme acquise au départ des Chelydridae, dès *Protochelydra* et la procoelie étendue à la troisième est considérée comme acquise par *Chelydropsis* et *Platysternon*. Mais :

— BRINKMAN & PENG (1993a et b) et PENG & BRINKMAN (1993) ont montré que la procoelie partielle s'est produite indépendamment dans plusieurs lignées et que, de ce fait, elle a pu dériver en procoelie totale également dans plusieurs lignées de cryptodires et non une seule fois pour les « Procoelocryptodira » (comme a été acquise indépendamment la procoelie totale des caudales des Pleurodires et parallèlement chez les Chelidae et les Pelomedusoides) ;

— *ce n'est pas à partir de* Chelydropsis *et* Platysternon *que trois vertèbres sont procoeles mais aussi dès* Chelydra, *d'après la variabilité individuelle du caractère*, comme le révèle l'examen des collections ostéologiques de *Chelydra* du Muséum. *Chelydra serpentina* (MNHN, AC, 1870-465, USA) peut également avoir la troisième caudale procoele et non seulement les deux premières (en fait, la première est platyconvexe après les deux sacrées platycoeles). *Chelydra* peut aussi avoir, outre trois ou deux caudales antérieures procoeles, plusieurs caudales postérieures procoeles. Un spécimen de *Chelydra serpentina*

Source : MNHN, Paris

acutirostris (MNHN, P, Equateur) a les 10 dernières vertèbres caudales (sur 29) procoeles ; en fait, les deux premières sont respectivement platyconvexe et procoele, la troisième amphicoele, les caudales 4 à 17 opisthocoeles, la caudale 18 amphiplate, la caudale 19 platyconvexe et les suivantes procoeles ; le spécimen de *Chelydra* nord-américain mentionné ci-dessus a la dix-huitième convexoplate, les dix-neuxième et vingtième amphiplates et la vingt-et-unième platyconvexe (les dernières sont manquantes mais devaient donc être procoeles). Par ailleurs, chez *Chelydropsis*, la présence d'une colonne caudale complète, avec une troisième caudale procoele, n'est connue que chez un seul spécimen de *C. murchisoni staeschei* Mlynarski, 1980a, puisque la queue figurée par Bergounioux & Crouzel (1965) pour *C. sansaniensis* est manifestement composite : nous ne savons donc pas l'ampleur des variations individuelles dans le genre.

Nous ne pensons pas que *Platysternon* puisse être considéré comme un Chelydridae car il n'en a pas l'association de caractères, essentielle à nos yeux. Or, Gaffney & Meylan (1988) reconnaissent eux-mêmes que la présence d'une cervicale 8 biconvexe (voir Hirayama, 1985), comme chez les Testudinoidea (mais aussi comme chez *Carettochelys*), les lobes plastraux relativement larges, le large contact des abdominales (autrement dit leur non réduction et donc l'absence de jonction des fémorales et des pectorales), l'absence de processus costiformes de la nucale (ou processus nucaux) (sauf chez le juvénile) sont en contradiction avec l'introduction de *Platysternon* dans les Chelydridae. D'autre part, notre position sur une famille des Platysternidae indépendante concorde avec celles de Bickham & Carr (1983) et de Haiduk & Bickham (1982) d'après l'analyse des données des chromosomes.

En définitive :

— Nous n'incluons pas *Platysternon* dans les Chelydridae, tout en ne niant pas qu'ils puissent avoir un lointain ancêtre commun.

— Nous estimons probable l'existence de deux groupes monophylétiques au sein des Chelydridae :

* celui de *Chelydropsis s. l.* ;

* celui des genres américains avec bec recourbé : *Protochelydra* avec un bec prémaxillaire faiblement recourbé et une mandibule triangulaire et étroite dorsalement mais avec la plus forte échancrure dorsale ; *Chelydra* et *Macroclemys* avec des fontanelles plastrales centrales (toujours absentes chez *Chelydropsis*) et un bec prémaxillaire-maxillaire plus important que chez *Protochelydra* (le plus recourbé chez *Macroclemys*) et avec une échancrure dorsale moins forte chez *Macroclemys* que chez *Chelydra* (dans l'hypothèse où l'échancrure forte était déjà acquise par *Protochelydra* et se réduit secondairement par la suite). *Protochelydra* demanderait à être réétudié avec du matériel complémentaire (carapace peu connue).

Un parallélisme certain dans la forme du crâne existe entre *Macroclemys* et *Chelydropsis*, appartenant tous deux à la même famille, mais aucune vraie synapomorphie indiscutable entre eux deux n'est décelée, du fait des caractères propres au dernier et décrits dans la diagnose et notamment l'absence de bec recourbé et de fontanelle plastrale centrale.

Il en est de même pour la ressemblance des crânes de *Chelydropsis* et de *Platysternon*, également troublante lorsqu'il y a exclusion du jugal du bord orbitaire (cas majoritaires) et contact maxillaire-quadratojugal (un cas cité, non vérifié) chez *Chelydropsis*. Mais on a vu que les parallélismes crâniens sont possibles et les caractères dérivés de la carapace et du plastron sont bien différents.

Chez *Platysternon* comme chez les Chelydridae, la carapace est restée assez proche du stade primitif par les relations lâches entre les plaques (notamment le plastron relié par un ligament avec la carapace), le plastron totalement plat, sans décrochement au pont entre le niveau du bord inférieur des périphériques et le niveau du bord ventral du corps central du plastron, l'absence de prolongement des processus en contreforts plastraux sous les pleurales, la relative largeur de la nucale et la relative irrégularité neurale. Chez *Platysternon*, le contour de la carapace dorsale est différent de celui des carapaces des Chelydridae ; l'arrière n'est pas dentelé et le bord antérieur est large et échancré, comme

Source : MNHN, Paris

chez les formes très primitives de tortues. Il est très similaire à celui de la carapace de *Kayentachelys* Gaffney *et al.*, 1987, Jurassique inférieur des USA. Mais c'est probablement par réversion, la grande échancrure nucale antérieure de *Platysternon* correspondant à la taille énorme de la tête ; il y a une série vertébrale bien réduite en largeur, comme chez les Chelydridae, mais pour une carapace relativement moins large que chez ceux-ci et que chez *Kayentachelys* : d'où un effet d'écailles vertébrales larges. La carapace est plus étrécie à l'avant, moins échancrée ou plus rectiligne, voire arrondie chez les Chelydridae, bosselée ou tricarénée et dentelée (sauf chez *Protochelydra* ? carapace dorsale partielle seulement connue) : les carapaces ont évolué indépendamment dans les deux groupes.

La meilleure place possible pour *Platysternon* est actuellement pour nous dans la famille des Platysternidae, avec *Planiplastron tatarinovi* Chkhikvadze, 1971b, de l'Oligocène du Kazhakstan central. Une lointaine origine commune de *Platysternon* et des Chelydridae peut toutefois être recherchée parmi les formes fossiles d'Asie.

En ce qui concerne la place des Chelydridae par rapport aux Chelonioidea et aux Trionychoidea, dans le schéma phylétique de Gaffney & Meylan (1988), elle est discutable en raison de la possibilité d'une autre analyse des caractères (voir Lapparent de Broin *et al.*, 1996 ; Hirayama, 1994 ; Hirayama & Chitoku, 1996). En attendant de reprendre l'étude des cryptodires fossiles, en revoyant la polarité des caractères, en réanalysant les caractères de parallélisme entre *Platysternon*, les Chelydridae, les Chelonioidea et les Trionychoidea et en ne confondant pas les grades et les clades, il n'est possible que de placer au même nœud les formes fossiles asiatiques et ces trois groupes.

Famille TESTUDINIDAE Batsch, 1788

Sous-famille TESTUDININAE Batsch, 1788

Infra-famille GEOEMYDINEI Théobald, 1868

Genre ***CLEMMYDOPSIS*** Boda, 1927

Espèce-type. - *Clemmydopsis sopronensis* Boda, 1927 : 375-383, fig. 1-5.

Diagnose. — Petit Geoemydinei (environ 16 cm maximum de longueur de carapace) caractérisé par la fusion des écailles costales 1 et 2 avec les vertébrales 1, 2, 3.

Caractères additifs :

Petite forme ovale allongée. Sillons régulièrement sinueux. Longue cervicale sur la nucale, couvrant dorsalement un peu moins de la moitié de la longueur de la plaque et, ventralement-latéralement, plus de la moitié de la longueur de la plaque ; ses bords dorsaux sont légèrement arrondis (bord postérieur arrondi, parfois légèrement sinueux, jamais nettement encoché vers l'avant). Contact de la marginale 4 avec la vertébrale-costale 2 et de la marginale 6 avec la costale 4. Nucale plus longue que large, bombée dorsalement, avec une nette concavité ventrale médiane entre deux bourrelets latéraux prononcés. Carène dorsale continue ou postérieure, formant de petits bourrelets carénés sous l'extrémité des vertébrales 3, 4, 5. Pygale bien bombée latéralement. Vertébrale 5 ne couvrant pas toute la suprapygale 2 à l'arrière. Pas de coïncidence exacte des pleurales 2 à 8 latéralement avec les périphériques 4 à 10. Pont entre les périphériques 3 (avant) et 7 (arrière). Processus plastraux très faiblement développés, surtout les postérieurs, liés aux extrémités latérales des pleurales 1 et 5, lesquelles ont cependant leurs côtes fortement gonflées ventralement en direction de ces processus, chez l'adulte. Liaison lâche des processus inguinaux avec l'extrémité de la pleurale 5 et les périphériques 7 et 6 (semi-mobilité du demi-plastron postérieur). Plastron relativement large, les lobes couvrant totalement les échancrures des membres, le lobe postérieur plus large que l'antérieur. Bourrelet gulaire épiplastral dorsal modérément large, concave, mince au milieu quoique un peu soulevé au-dessus et en avant du reste de l'épiplastron, long (ne se réduisant pas en longueur médialement), avec un très fort renflement de chaque côté, épaissi au maximum sous la limite dorsale des écailles gulaire et humérale ou médialement à cette limite.

Source : MNHN, Paris

Longues et larges gulaires empiétant un peu sur l'entoplastron, humérales courtes, leur sillon postérieur (sillon huméropectoral) traversant l'arrière de l'entoplastron. Bords latéraux du lobe postérieur arrondis à l'avant, resserrés au sillon fémoro-anal puis rectilignes jusqu'à l'encoche anale. Longues anales.

Rapports des écailles plastrales : Ab > An ≥ Fém ≤ ou > Pec ≥ Gul > Hum, avec nombreuses variations chez les anales particulièrement, par la variation de longueur de l'encoche anale. Rapports lobes et pont : LP > P > LA.

Le genre *Clemmydopsis* est représenté en Europe (Allemagne, Autriche, Espagne, France et Hongrie) du Miocène moyen, MN 5, au Pliocène, MN 10 (environ).

Parmi les caractères additifs, seuls ceux de la carapace dorsale sont vérifiés sur le type de l'espèce-type *C. sopronensis* et ceux de la partie antérieure de la carapace sur le type de l'espèce *C. turnauensis*.

De la diagnose amendée du genre que nous avions donnée (Broin, 1977), nous retirons le caractère de l'encoche anale, décrite commme étroite, à bords rectilignes et pointes xiphiplastrales plutôt aigues : les nombreux spécimens nouveaux de Sansan montrent qu'elle peut être très réduite avec, dans ce cas, des pointes xiphiplastrales obtuses, formant un angle variant d'un angle droit à très obtus et avec des bords rectilignes ou incurvés. Certains caractères additifs sont partagés avec d'autres genres et notamment avec *Ptychogaster* Pomel, 1847. L'irrégularité de la série neurale (voir ci-dessous) est un caractère quasi constant de Geoemydinei, présent même chez *Mauremys*, radiation la plus primitive dans le schéma phylogénétique du groupe ; cette irrégularité est moins constante chez *Clemmydopsis* que chez *Ptychogaster*, pas encore aussi bien établie. Une étude cladistique préliminaire situerait *Clemmydospsis* comme groupe-frère de *Ptychogaster* (*Ptychogaster*), avec lequel il partage la morphologie du long bourrelet épiplastral concave, l'élargissement des lobes plastraux avec larges replis dorsaux des écailles, la tendance à une mobilité de la moitié postérieure du plastron (contreforts hypoplastraux réduits), la grande nucale large à l'avant avec une grande cervicale et un long repli ventral des écailles.

Pour les caractères des Geoemydinei, voir les deux thèses légèrement contradictoires de Hirayama (1985) et Gaffney & Meylan (1988) (« Geoemydinae » ; d'après Carr, 1987, communication à un congrès, non publié).

Clemmydopsis turnauensis (Meyer, 1858)

Fig. 3 à 6

Emys turnauensis Meyer, 1847 : 190, *nomen nudum*.
Emys turnauensis Meyer, 1858 : 55, pl. VIII, fig. 3.
? ; *Nicoria sopronensis* (Boda) — Thenius, 1952 : 319-326.
Ocadia sansaniensis Lartet — Bergounioux & Crouzel, 1965, pro parte : 180, fig. 17.
? ; *Clemmydopsis sopronensis* Boda, 1927 — Williams, 1954 : 4, fig. 2B.
Clemmydopsis turnauensis (H. v. Meyer, 1847b) — Broin, 1977 : 239, fig. 101, pl. 23, fig. 15-19, pl. 24.

Répartitions géographique et stratigraphique. — Localité-type : Turnau, Autriche, Vallésien (« Sarmatien supérieur »). Autres localités à *Clemmydopsis turnauensis* ou à *C.* cf. *turnauensis*. Allemagne : Orléanien, Langenmoosen, MN 5 ; Astaracien, Münchsmunster bei Neustadt a.d. Donau, MN 5-6, Sandelzhausen, Viehausen, Goldberg, Dieshof bei Pöttmes, MN 6, Trankmühle, MN 7-8 ; Vallésien : Hammerschmiede bei Kaufbeuren, MN 9. France : Astaracien, Sansan, Gers, MN 6.

Diagnose. — Espèce se distinguant de *C. sopronensis* et de *C. steinheimensis* (Staesche, 1931) par ses écailles costo-vertébrales plus larges ; – sa costo-vertébrale 1 chevauchant le bord médial des périphériques 1, 2 et 3 ; – les costo-marginales 2 et 3 chevauchant l'extrémité latérale des pleurales.

Matériel de Sansan. — La collection MNHN comporte un très grand nombre de pièces isolées de la carapace et du plastron. Il y a les restes d'au moins 60 individus différents d'après le nombre de nucales et de pièces du plastron et d'après leurs dimensions relatives. C'est l'espèce de tortue la plus abondante de Sansan.

Source : MNHN, Paris

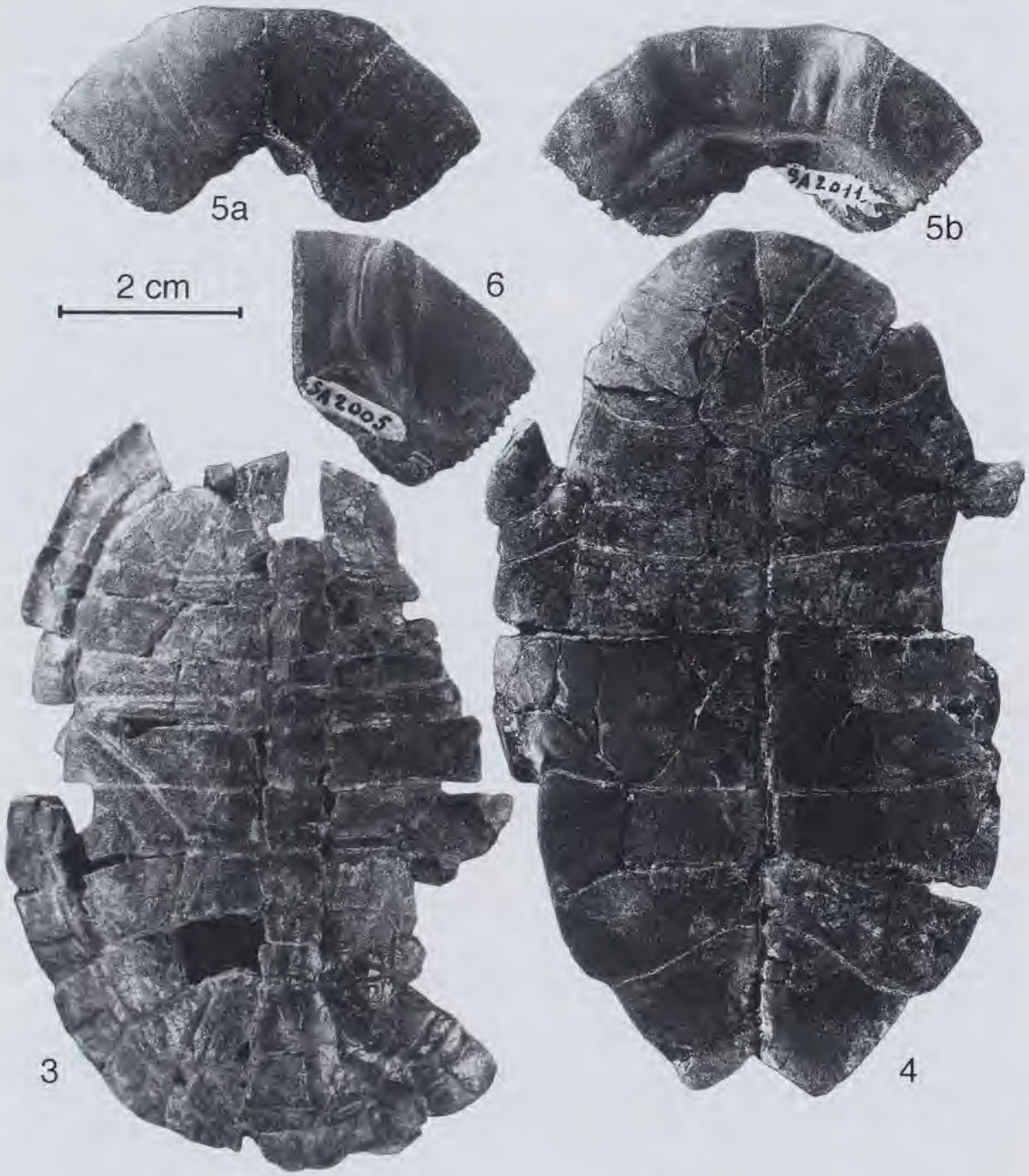


FIG. 3-6. — *Clemmydopsis turnauensis* (Meyer, 1858). **3**, MNHN, SA 1991, carapace dorsale, face dorsale ; **4**, MNHN SA 2023, plastron, face ventrale ; **5**, MNHN, SA 2011, épiplastrons, a, b, faces ventrale et dorsale ; **6**, MNHN SA 2005, épiplastron droit, face dorsale.

FIGS 3-6. — Clemmydopsis turnauensis *(Meyer, 1858). **3**, MNHN, SA 1991, carapace, dorsal view ; **4**, MNHN SA 2023, plastron, ventral view ; **5**, MNHN, SA 2011, epiplastra, a, b, ventral and dorsal views ; **6**, MNHN SA 2005, right epiplastron, dorsal view.*

Source : MNHN, Paris

Carapace :

- carapace avec plastron, SA 2033 ;
- carapace avec portion de plastron, SA 15419 ;
- carapace avec plastron partiel, SA 15655 ;
- carapace dorsale, SA 1991, Fig. 3 (BERGOUNIOUX & CROUZEL, 1965 : fig. 7 ; BROIN, 1977 : Fig. 101, et pl. 24, fig. 13).

Nombreuses plaques isolées de carapace dont :

- nucale, SA 1996 (BROIN, 1977 : pl 24, fig. 9) ;
- nucale avec périphérique 1, SA 2006 (BROIN, 1977 : pl. 24, fig. 7-8) ;
- pleurales 1, SA 1999, 2008, 2003 (BROIN, 1977 : pl. 24, fig. 14-16) ;
- suprapygales 2, SA 2004 et 2001 bis (BROIN, 1977 : pl. 24, fig. 10 et 12) ;
- suprapygale 2 avec pygale SA 2001 (BROIN, 1977 : pl. 24, fig. 11).

Plastron :

- plastron complet, SA 2033, Fig. 4 (BROIN, 1977 : pl. 24, fig. 1-2).

Plaques isolées de plastron dont :

- épiplastrons, plus de 70, droits et gauches, dont SA 2011, Fig. 5 (BROIN, 1977 : pl. 23, fig. 15-16) ; SA 1995 (BROIN, 1977 : pl. 23, fig. 17) ; SA 2005, Fig. 6 (BROIN, 1977 : pl 23, fig. 18) ; SA 1998 (BROIN, 1977 : pl. 23, fig. 19) ;
- entoplastrons nombreux, dont SA 2009 (BROIN, 1977 : pl. 24, fig. 4) ;
- hyoplastrons nombreux ;
- hypoplastrons nombreux dont SA 1994 et 1002 (BROIN, 1977 : pl. 24, fig. 3 et 6) ;
- xiphiplastrons : plus de 60, droits et gauches dont SA 2033 bis (BROIN, 1977 : pl 24, fig. 5).

DISCUSSION. — Outre l'espèce-type *C. sopronensis* et l'espèce *C. turnauensis*, le genre *Clemmydopsis* comporte aussi l'espèce *C. steinheimensis* de Steinheim, Allemagne, Miocène moyen, MN 7. Des spécimens spécifiquement indéterminés sont représentés au Miocène : en Allemagne, à Goldberg bei Nördlingen, MN 6, Rosshaupten et Viehausen, MN 6, Thannhausen, MN 6/7 (SCHLEICH, 1981) ; en Espagne, à Paracuellos del Jarama, MN 6 (JIMÉNEZ-FUENTES, 1985 : fig. 1, *Geoemyda* sp. nov., fig. 2 et fig. 4, ? *Geoemyda* sp. nov.), à La Bisbal (provincia de Gerona), probablement MN 9 (*Chrysemys bisbalensis* Bergounioux, 1958 : 197 ; fig. 25-26, pl. 41-42, dénommé *Mauremys bisbalensis* par JIMÉNEZ FUENTES & MARTÍN DE JESÚS, 1991).

La première question est celle de la distinction des espèces *turnauensis*, *sopronensis* et *steinheimensis* entre elles.

L'espèce *Emys turnauensis* est fondée sur une portion antérieure de carapace provenant de Turnau, Allemagne (dessin de MEYER, 1858, repris par WILLIAMS, 1954). L'espèce *Clemmydopsis sopronensis* a été établie par BODA (1927) sur une carapace dorsale provenant de Sopron, Hongrie. THENIUS (1952) rapporte du matériel de Brunn-Vösendorf bei Wien, Autriche, incluant des plaques isolées de carapaces et de plastrons, à l'espèce *sopronensis* qu'il attribue au genre actuel *Nicoria* Gray, 1855, dont l'espèce-type est *Geoemyda spengleri* (Gmelin, 1789) (espèce-type de *Geoemyda*, Gray, 1834). BOULENGER (1889) a attribué à ce genre *Nicoria* diverses espèces actuelles asiatiques et américaines de Geoemydinei, outre l'espèce-type ; certains spécimens de ces espèces, par exemple *Geoemyda spengleri* et *Rhinoclemmys punctularia*, possèdent des neurales antérieures inversées comme l'espèce fossile *C. sopronensis ;* mais c'est aussi le cas des espèces actuelles *Cyclemys dentata*, *Cuora amboinensis* et *C. trifasciata*, *Cistoclemmys galbinifrons* et *Pyxidea mouhoti* entrant dans le complexe *Geoemyda* de McDowell (1964) et c'est une variation des Geoemydinei que l'on trouve aussi chez les Testudininei (issus des Geoemydinei paraphylétiques). THENIUS (1952) reconstitue le plastron de *Clemmydopsis sopronensis* d'après les éléments

Source : MNHN, Paris

autrichiens. WILLIAMS (1954) compare *Emys turnauensis* à ce matériel hongrois et autrichien, intègre à l'espèce *turnauensis* les spécimens de *Clemmys steinheimensis* Staesche, 1931, de Steinheim (Autriche) et donne une liste des caractères différenciant les deux espèces du genre, *C. sopronensis* et *C. turnauensis*, malheureusement en se basant sur le matériel de Steinheim pour cette dernière, celui de Turnau étant insuffisant. BROIN (1977) attribue à l'espèce *Clemmydopsis turnauensis* le matériel de Sansan. MLYNARSKI (1980a) suit WILLIAMS en attribuant le matériel de Steinheim à l'espèce *C. turnauensis* ; MLYNARSKI & SCHLEICH (1980) revalident l'espèce *Clemmydopsis steinheimensis*.

WILLIAMS (1954) différencie *C. turnauensis* par :

- les gulaires ne mordant pas sur les humérales (bord latéro-postérieur des gulaires rectiligne ?) : ce caractère, s'il est bien interprété, est constant à Sansan sur des dizaines d'espèces. Il n'est pas connu sur le matériel type de *C. turnauensis* et de C. *sopronensis*. Il est donné par WILLIAMS (1954) pour la seconde d'après le matériel autrichien de Brunn-Vösendorf et nous ne savons pas si l'attribution de ce matériel à l'espèce-type est justifiée ;
- les fémorales sont plus longues que les pectorales : elles sont aussi longues sur le seul spécimen SA 2033 où l'on peut observer ce caractère, mais l'on connaît sa variabilité intraspécifique chez les actuels et les spécimens de Steinheim et de Sandelzhausen le confirment (voir ci-dessous) ; ce caractère n'est connu ni à Turnau ni à Sopron et provient donc du matériel de Steinheim ;
- l'absence d'encoche anale : à Sansan, sur une soixantaine d'individus examinés, l'encoche est très variable en longueur et largeur ; sa longueur peut atteindre le tiers de la longueur médiane des anales et l'encoche peut même être absente ; elle est également variable à Steinheim (deux spécimens figurés) ; ce caractère n'est pas non plus connu à Turnau et à Sopron ;
- vertébrale 1 (écaille costo-vertébrale 1) chevauchant les périphériques 1 à 3 ; c'est un caractère constant sur les individus examinés de Sansan et aussi connu sur le matériel de Turnau ;
- neurale 1 à quatre côtés puis neurales 2 à 8 hexagonales à petits côtés antérieurs, modérément larges. Le type figuré de *C. turnauensis* montre effectivement qu'il y avait une neurale 1 rectangulaire puis trois neurales hexagonales à petits côtés antérieurs, à la différence de *C. sopronensis* à neurales antérieures inversées. Sur les quatre spécimens suffisamment restaurés de Sansan, deux, SA 15419 et SA 1991, ont des neurales hexagonales à petits côtés antérieurs, comme les spécimens de Steinheim (STAESCHE, 1931 ; MLYNARSKI, 1980a ; MLYNARSKI & SCHLEICH, 1980) ; les deux autres présentent des irrégularités : SA 15655, à neurale 6 avec sept côtés ; SA 2033, à neurale 1 à quatre côtés, neurale 2 hexagonale à petits côtés antérieurs, neurale 3 octogonale, neurales 4 et 5 hexagonales à petits côtés postérieurs, neurales 6 et 7 à cinq côtés, inversées, neurale 8 hexagonale à petits côtés antérieurs ;
- costales 4 et vertébrale 5 de taille dite « modérée » (tandis qu'elles sont dites « réduites » chez *C. sopronensis*) ; là aussi, le caractère n'est pas connu à Turnau. Les spécimens de Sansan examinés ne semblent pas particulièrement avoir ces écailles réduites mais il y a des variations individuelles dans la largeur de la vertébrale 5 par rapport aux costales 4 et il conviendrait d'établir la limite entre « réduites » et « modérées » selon WILLIAMS (1954).

Le spécimen de Sandelzhausen, attribué à *C. turnauensis*, figuré par MLYNARSKI & SCHLEICH (1980 : fig. 4) et par SCHLEICH (1981 : pl. 17) a les caractères de spécimens de Sansan avec les pectorales aussi longues que les fémorales, une certaine irrégularité neurale au sein des plaques hexagonales à petits côtés antérieurs et une encoche anale présente.

Les nouveaux spécimens de Steinheim figurés par MLYNARSKI (1980a) et par MLYNARSKI & SCHLEICH (1980) correspondent à ceux de STAESCHE (1931) revus par WILLIAMS (1954) sauf pour :

- la longueur des fémorales qui sont plus petites que les pectorales sur le spécimen figuré par MLYNARSKI (1980a) et aussi grandes que les pectorales sur le spécimen figuré par MLYNARSKI & SCHLEICH (1980) (respectivement plus grandes sur un spécimen et non mesurables sur deux autres spécimens figurés par STAESCHE) ;
- l'encoche anale, présente ou absente comme à Sansan.

Source : MNHN, Paris

Les neurales sont hexagonales à petits côtés antérieurs comme sur le matériel de STAESCHE et comme le type de *C. turnauensis* et deux des spécimens de Sansan.

MLYNARSKI & SCHLEICH (1980) donnent comme caractères de *Clemmydopsis steinheimensis* :

- la présence d'une carène (quille) de la nucale à la pygale, également présente sur les spécimens de Sansan mais plus ou moins développée (comme chez bien des espèces actuelles) ;
- le bord en ligne droite des *lateralia* (costales), s'opposant à celui en arc chez *C. turnauensis* : ce caractère nous paraît variable chez les spécimens de Sansan comme ceux de Steinheim figurés par MLYNARSKI (1980a) et STAESCHE (1931) : le bord n'est en ligne droite que sur l'exemplaire de Steinheim figuré par MLYNARSKI & SCHLEICH (1980) ;
- l'encoche anale ouverte en angle obtus (lequel angle obtus entre dans les variations individuelles des spécimens de Sansan, à angle variant de presque plat à droit) ;
- le chevauchement des écailles marginales 4 à 7 sur l'extrémité latérale des pleurales 1 à 3, autrement dit les écailles costo-vertébrales étroites ne chevauchant pas les périphériques correspondantes, caractère vérifié sur les deux spécimens figurés suffisamment conservés de Steinheim ; or, ces écailles chevauchent encore les périphériques (trois spécimens) ou parviennent à la limite pleurales-périphériques (un spécimen) à Sansan (d'où des écailles costo-vertébrales plus larges à l'arrière que chez *C. steinheimensis*) comme sur les spécimens d'Allemagne que MLYNARSKI & SCHLEICH (1980) attribuent à *C. turnauensis*, et comme sur le type de *C. turnauensis* : c'est donc un bon caractère spécifique.

Par ailleurs, l'entoplastron est pyriforme, aussi ou plus long que large chez les spécimens allemands et français attribués à *C. turnauensis*, peut-être un peu plus large chez *C. steinheimensis*. Il n'est pas connu chez *C. sopronensis* et il serait pyriforme plus large que long sur l'exemplaire de Brunn-Vösendorf (d'après un dessin, aucune représentation photographiée n'étant connue) attribué par THENIUS (1952) à cette espèce.

Nous ne sommes pas certains de la valeur de l'attribution des spécimens de Brunn-Vösendorf à l'espèce *C. sopronensis* parce que la pleurale 1 et la périphérique 5 figurées par THENIUS (1952 : fig. 1 et 3) ont de larges costo-vertébrales dépassant les pleurales sur les périphériques, à la différence du type de *C. sopronensis* et comme chez le type de *C. turnauensis*.

En définitive, dans le doute quant à l'attribution du matériel de Brunn-Vösendorf à l'espèce-type, *Clemmydopsis sopronensis* est restreint au matériel de Sopron et se distingue par :

— sa costo-vertébrale 1 chevauchant le bord médial de la périphérique 1 et la moitié de celui de la périphérique 2 ;
— les costo-marginales 1, 2 et 3 ne chevauchant pas toute l'extrémité latérale des pleurales 1 à 4.

C. steinheimensis se distingue par :

— sa costo-vertébrale 1 chevauchant le bord médial des périphériques 1 et 2 et la moitié de celui de la périphérique 3 ;
— les costo-marginales 1, 2 et 3 ne chevauchant pas toute l'extrémité latérale des pleurales 1 à 4.

C. turnauensis se distingue par :

— sa costo-vertébrale 1 chevauchant le bord médial des périphériques 1, 2 et 3 ;
— les costo-marginales 2 et 3 chevauchant l'extrémité latérale des pleurales 1 à 3 et 4 en partie, à la différence des deux précédentes.

Il y a donc réduction progressive de la largeur de la série costo-vertébrale de *C. turnauensis* à *C. steinheimensis* et à *C. sopronensis*, le caractère primitif étant que les marginales ne mordent pas sur les pleurales et que les costales sont donc plus étendues sur la bordure périphérique. Cette réduction en largeur des costo-vertébrales va de pair avec la fusion des costales et des vertébrales antérieures : il y a

Source : MNHN, Paris

d'abord la fusion des écailles (qui constitue le caractère générique) puis la réduction en largeur des écailles fusionnées au cours de la diversification spécifique.

À la suite de WILLIAMS (1954) et de MLYNARSKI & SCHLEICH (1980), nous ajoutons comme caractère de *C. sopronensis* la présence de neurales antérieures à petits côtés postérieurs ; mais nous ne sommes pas très sûrs de la valeur spécifique de ce caractère car il n'est qu'une variation individuelle chez *Geoemyda spengleri* (voir BOURRET, 1941 : pl. XII et le spécimen préparé MNHN, H, 1994-2012). Il nous semble que la distinction des espèces devrait être reprise, à partir des spécimens types et figurés, en se fondant sur la spécification chez les formes actuelles de la sous-famille, mal connue en ce qui concerne les caractères ostéologiques.

MLYNARSKI & SCHLEICH (1980) ajoutent pour *C. turnauensis* un caractère concernant le doublement des sillons des écailles, ce qui représente une impression marquée du dernier ou des derniers annuli de croissance. On connaît la variabilité individuelle ou géographique de ce caractère chez les actuels. Ce caractère est variable sur les spécimens de Sansan (par exemple SA 2033 et SA 1991). En outre, *C. steinheimensis* figuré par MLYNARSKI (1980a) présente un tel doublement par places.

Chez les spécimens de Sansan, attribués à juste titre à *C. turnauensis* d'après la plus grande largeur des écailles costo-vertébrales comme sur le spécimen type de l'espèce, notons la variabilité des caractères suivants, pouvant se retrouver chez d'autres espèces :

- la longueur de la saillie gulaire, avec un bord antérieur épiplastral variant de rectiligne à proéminent médialement (BROIN, 1977 : pl. 23) et des coins plus ou moins aigus ;
- la largeur très variable de la cervicale ; elle peut être plus large que longue ou plus étroite que longue (comparer BROIN, 1977 : pl. 24, fig 8 et 9) ;
- la longueur relative des fémorales et pectorales ;
- les longueur et largeur de l'encoche anale à angle variant de presque plat à droit ;
- la variation de la série neurale ;
- la largeur de l'écaille costo-vertébrale 3 (fusion des costales 3 et de la vertébrale 3) : soit elle se termine latéro-postérieurement sur l'extrémité latérale de la pleurale 3 (BROIN, 1977 : fig. 101) et il en est de même sur un spécimen de *Clemmys steinheimensis* Staesche (1931 : pl. 3, fig. 2) ; soit elle se termine un peu avant l'extrémité latérale de la pleurale 3 sur le sillon postérieur de la costo-vertébrale 2 (SA 15655, SA 2033) ; soit elle se termine sur l'extrémité latérale de la pleurale 4 chez *Clemmys steinheimensis* Staesche, 1931 (fig. 4) ; en même temps, son bord latéral varie dans sa course de rectiligne à arqué ou brisé ;
- la variation de l'impression des annuli de croissance.

En Espagne, *Chrysemys bisbalensis* Bergounioux, 1958 (p. 197-201, fig. 25-26, pl. 41-42), de La Bisbal, Miocène moyen-supérieur, probablement MN 9, a été dénommé *Mauremys bisbalensis* par JIMÉNEZ FUENTES & MARTÍN DE JESÚS (1991) : l'observation des figures et des planches de BERGOUNIOUX, 1958, montre qu'il s'agit de *Clemmydopsis* et non de *Mauremys* par la forte concavité ventrale de la nucale entre deux forts bourrelets latéraux et la grande longueur du recouvrement ventral de l'écaille cervicale et des marginales 1 (pl. 41, que l'on peut comparer au spécimen de Sansan SA 2006 *in* BROIN, 1977 : pl. 24, fig. 7), par la plus forte largeur relative du plastron et la forme moins losangique de l'entoplastron au contact des hyoplastrons (pl. 42). Le spécimen a exactement les dimensions du spécimen SA 2033 de *C. turnauensis* de Sansan, dont le plastron est figuré *in* BROIN (1977 : pl. 24, fig. 1-2). Si ses bourrelets gulaires sont plus saillants que ceux du spécimen SA 2033, ils sont conformes à ceux de nombreux autres spécimens de Sansan, tel SA 1995 (BROIN, 1977 : pl. 23, fig. 17).

CHKHIKVADZE a placé le genre *Clemmydopsis* dans une même famille des Sakyidae (1968), devenue ensuite une tribu des Sakyini (1985), que le genre *Sakya* Bogachev, 1960, du Pliocène de Crimée et d'Abkazie. Mais il y a analogie et non synapomorphie entre les deux genres. En effet, chez *Sakya*, il n'y a pas fusion des écailles costales et vertébrales antérieures mais division de toutes les costales et vertébrales en nouvelles unités transversales, 9 chez *S. kolakovskii*, 10 chez *S. pontica*, avec les vertébrales

Source : MNHN, Paris

très larges aux dépens des costales. Cependant, le plastron de *Sakya* ressemble, par sa face ventrale seule figurée par CHKHIKVADZE (1968), à celui de *Clemmydopsis*. Il s'en distingue par ses pointes xiphiplastrales très aigues (fort rétrécissement au sillon fémoro-anal, encoche anale profonde). Il est donc possible que les deux genres appartiennent à un même groupe monophylétique mais les données disponibles sont insuffisantes pour se forger une opinion définitive.

Beaucoup de formes fossiles européennes pourraient être apparentées à *Clemmydopsis* ou à *Sakya*, mais leur attribution à un genre donné pose problème et leur relation avec *Clemmydopsis* n'est pas élucidée. Elles ont été attribuées par les auteurs soit à *Clemmys*, soit, le plus souvent, à *Geoemyda* s.l. (complexe *sensu* MCDOWELL, 1964). Le premier nom est désormais réservé à des formes nord-américaines d'Emydidae et les formes euro-asiatiques actuelles autrefois placées sous ce nom sont désormais attribuées à *Mauremys* (voir MCDOWELL, 1964 ; WERMUTH & MERTENS, 1977). Les espèces placées dans le genre *Geoemyda* le sont éventuellement avec l'actuel sous-genre *Geoemyda (Heosemys)* ou avec les sous-genres *Geoemyda (Spinemys)* Khosatzky & Mlynarski, 1966a, et *Geoemyda (Geiselemys)* Khosatzky & Mlynarski, 1966a. *Geoemyda s. s.* est désormais réservé à des formes asiatiques, restreint chez les actuels à l'espèce-type *G. spengleri*, à *G. japonica* (voir YASUKAWA *et al.* 1992) et éventuellement à *G. silvatica* (voir IVERSON, 1992), très différentes de nos espèces fossiles européennes quoique de la même infra-famille. *Geoemyda spengleri* (spécimen MNHN, H, 1994-2012) n'a pas un bourrelet épiplastral dorsal du type *Clemmydopsis* : il est large et très concave, court sur les côtés très enflés au bord du sillon gularo-huméral et totalement réduit médialement (le rebord dorsal des gulaires se réduit progressivement de latéralement à médialement) ; il est de ce fait plus proche de celui de *Mauremys*. Celui-ci est toutefois relativement moins large et moins concave, court et enflé latéralement mais relativement moins que chez *G. spengleri* et un peu moins réduit médialement (le rebord dorsal gulaire est encore présent à la symphyse épiplastrale chez *Mauremys*). *Mauremys*, absent de Sansan mais abondamment présent en Europe de l'Oligocène à nos jours, est une forme non dentelée à vertébrale 1 large couvrant toute la nucale, et s'étendant même au-delà chez les espèces les plus récentes, contrairement à *Geoemyda*. Elle se distingue nettement de *Geoemyda* par sa saillie gulaire aux coins moins aigus, à bord antérieur rectiligne ou convexe, plus ou moins sinueux, et par la longueur de ses gulaires, mordant nettement sur l'entoplastron comme chez *Clemmydopsis*. Beaucoup d'autres caractères ostéologiques différencient *Geoemyda, Clemmydopsis* et *Mauremys* et seront donnés dans une étude ultérieure, mais l'analyse du bourrelet épiplastral est primordiale. Depuis HIRAYAMA (1985), l'actuel genre *Heosemys* d'Asie du sud (espèce-type *Heosemys spinosa*, voir BOUR, 1972 ; MLYNARSKI, 1980b ; *non H. depressa fide* Khosatzky & Mlynarski, 1966a) est attribué maintenant à un groupe différent de celui de *Geoemyda*, au sein des Geoemydinei, celui de *Cyclemys*, à pattern de coloration radiaire caractéristique. *Heosemys* a une forme de carapace dentelée à carène sagittale comme *Geoemyda spengleri* et bien d'autres Geoemydininei ; il n'a pas un long bourrelet dorsal épiplastral avec un long recouvrement dorsal gulaire du type de celui de *Clemmydopsis* ou de *« Clemmys » eureia* Wegner, 1913 (Miocène supérieur, MN 7, Opole, Pologne) et de *« Geoemyda » mossoczyi* Mlynarski, 1964 (Plio-Pléistocène, MN 16, de Rebielice Królewskie, Pologne), espèces attribuées à *Geoemyda (Heosemys)* par KHOSATZKY & MLYNARSKI, 1966a. Ventralement, les gulaires sont beaucoup plus courtes et relativement plus larges chez l'actuel. Chez *H. spinosa*, le bourrelet dorsal est plus large, plus court et semble plus concave que chez les fossiles, plus proche de celui de l'actuel *Geoemyda* s.s. (voir BOURRET, 1941) ; de même chez *H. grandis*, il est plus large et plus court (PRITCHARD, 1979 : 203 ; MHNT, coll. BOURRET, T 84). Le sous-genre *Geoemyda (Geiselemys)*, créé pour une forme de l'Eocène, Lutétien, MP 11-13, de Geiseltal, Allemagne, semble un plus proche parent de *Ptychogaster* que de *Clemmydopsis*.

Certaines espèces néogènes éventuellement apparentées à *Clemmydopsis turnauensis* ont été réattribuées au genre actuel *Melanochelys* Gray, 1869, espèce-type *Emys trijuga* Schweigger, 1812, par KHOZACKIJ & REDKOZUBOV (1986) (précédemment transcrit par l'auteur en KHOSATZKY) (voir KHOSATZKY & MLYNARSKI, 1966a et CHKHIKVADZE, 1968). *Melanochelys trijuga* est une espèce actuelle de Geoemydinei du sous-continent indien et de Birmanie (BOURRET, 1941 ; PRITCHARD, 1979) dont la radiation, chez les actuels seuls considérés (voir HIRAYAMA, 1985), se situerait entre *Heosemys* et *Geoemyda* : les fragments des quatre espèces fossiles qui lui sont attribuées ne paraissent pas appartenir

Source : MNHN, Paris

à un seul genre et n'ont pas les caractères de *M. trijuga*. Chez celle-ci (spécimen MNHN, H, 1912-0163), le bourrelet gulaire, non saillant, est large et de type *Mauremys* avec une concavité médiane entre deux renflements longitudinaux latéraux, au bord du sillon gularo-huméral, et un raccourcissement progressif partiel du rebord gulaire depuis le renflement vers la ligne médiane. La vertébrale 1 recouvre toute la nucale ou presque et la cervicale est petite, plus longue que large.

En revanche, d'autres espèces pourraient appartenir au genre *Sakya*. KHOZACKIJ & REDKOZUBOV (1989) attribuent à *Sakya* l'espèce *Clemmys riabinini* Khosatsky, 1946, du Pliocène supérieur d'Odessa. L'on peut se demander, avec CHKHIKVADZE (1968), si l'espèce *Clemmys pidoplickai* (matériel type) du même gisement, attribué à *Geoemyda (Spinemys)* Khosatzky et Mlynarski, 1966a, n. subg,. et à *Melanochelys* par KHOZACKIJ & REDKOZUBOV (1986), ne serait pas elle aussi attribuable à *Sakya*, à moins qu'elle ne soit synonyme de la forme « *Clemmys* » *malustensis* Macarovici & Vancea, 1959, du Pliocène supérieur de Moldavie, d'attribution générique actuellement difficile : l'absence de figuration d'éléments de la carapace dorsale rend impossible toute interprétation.

Plusieurs autres formes, du Néogène européen, attribuées à *Clemmys* ou à *Geoemyda* sont apparentées à *Clemmydopsis* et à *Sakya* par certains traits de leur morphologie. Il s'agit notamment de matériel : — de Nowa Wies Królewska (MLYNARSKI, 1959, 1964, 1966a, 1985) et de Neudorf bei Oppeln (Opole), Silésie, Pologne, Miocène moyen, MN 7 (MLYNARSKI, 1955, 1966a, 1980b, 1985 ; MLYNARSKI *et al.*, 1982 ; WEGNER, 1913) ; — de Gramatneusiedl, Autriche, « Pannonien » supérieur (Miocène supérieur) (BACHMAYER, 1957 ; BACHMAYER & MLYNARSKI, 1984 ; MLYNARSKI *et al.*, 1982) ; — de Przeworno II, Pologne, Miocène moyen, MN 8 (MLYNARSKI, 1978, 1985) ; — de Weze, Pologne, Pliocène, MN 15, Ruscinien (MLYNARSKI, 1955, 1959, 1962, 1964, 1985 ; MLYNARSKI *et al.*, 1984) ; — de Rebielice Królewskie, Pliocène, MN 16, et de Zalesiaki B, MN 15-17, Villanyien, Pologne, (KHOSATZKY & MLYNARSKI, 1966a ; MLYNARSKI, 1959, 1960, 1962, 1964, 1966a, 1985) ; — de Wetterau, Allemagne, Pliocène (KARL, 1983) ; — de Malusteni et de ses alentours en Moldavie, Roumanie, Pliocène supérieur (KHOSATZKY & MLYNARSKI, 1966a ; MLYNARSKI, 1969, 1980b). Parmi les espèces mentionnées, celle du Pliocène supérieur de Rebielice Królewskie (MLYNARSKI, 1985 : fig. 5) a une division des écailles costales 1 rappellant les modifications présentes chez *Sakya*.

La révision de toutes ces formes permettra de les situer génériquement dans leur cadre temporel et géographique et d'évaluer leur degré de parenté avec *Clemmydopsis turnauensis* de Sansan. Les relations avec *Geiselemys* et *Ptychogaster* (voir ci-dessous), dont on placerait la radiation après *Heosemys*, dans les Geoemydinei, ne sont pas non plus encore établies. Une nouvelle phylogénie des Geoemydinei et des Batagurinae (*sensu* BOUR & DUBOIS, 1986) devra être élaborée, incluant au cours de sa construction les formes fossiles existant depuis le Paléocène d'Eurasie.

Genre ***PTYCHOGASTER*** Pomel, 1847

ESPÈCE-TYPE. — *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 : 383-385, pl. IV, fig. 9.

DÉSIGNATION D'UN NÉOTYPE. — La série-type comprend la région de Saint-Gérand-le-Puy, Allier (BROIN, 1977 : carte Fig. 53), MN 2a, Agénien, Miocène inférieur. L'étude des spécimens provenant de cette série-type montre que les espèces *P. vandenheckii* et *P. abreviata* Pomel, 1853, et les espèces *P. heteroclitus* et *P. testudinoides* De Stefano, 1903 sont synonymes de l'espèce-type. Ces espèces ont été fondées sur des spécimens correspondant à des variations individuelles entre de très jeunes individus, de jeunes ou vieux adultes mâles ou des adultes femelles. La collection privée POMEL, comportant l'holotype, ayant disparu, un néotype de *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 est désigné : la carapace dorsale avec plastron (figurée *in* BROIN, 1977 : Fig. 92, 96a,b, 98), MNHN SG 58, coll. MILNE EDWARDS, choisie pour la forme de son plastron correspondant au spécimen-type figuré par POMEL (1847), provenant d'une forme plutôt petite et arrondie à plastron plat, probablement une femelle d'après les espèces actuelles. Les spécimens topotypes, de la collection MNHN, figurés *in* DE STEFANO, (1903) sont : SG 70, pl. 12, fig.1, (jeune forme longue) ; SG 69, pl. 12, fig. 2, (forme arrondie) ; SG 59, pl. 13, fig. 1 (forme longue) ; SG 64,

Source : MNHN, Paris

pl. 13, fig. 2 ; SG 219, pl. 14, fig. 1 (*Ptychogaster heteroclitus* De Stefano 1903, spécimen juvénile) ; SG 66, pl. 14, fig. 2 et 15, fig. 1 (*Ptychogaster testudinoides* De Stefano, 1903, forme longue) ; SG 13730, pl. 15, fig. 2 (*Ptychogaster testudinoides*, forme longue). Le spécimen figuré *in* GERVAIS (1859, pl. 53) appartenait à une forme allongée. Le genre est connu en Europe (Allemagne, Autriche, Belgique, Espagne, France, Italie, Pologne, République Tchèque, Suisse) de l'Oligocène inférieur (MP 17-18 environ) au Miocène supérieur (MN 10 environ)

DIAGNOSE. — Geoemydinei à forte irrégularité neurale, caractérisé par son demi-plastron postérieur mobile grâce à sa charnière plastrale avec un ligament entre les hyo- et les hypoplastrons et entre les processus hypoplastraux et les périphériques 6 et 7 du pont (tortue-boîte). Vertébrale 1 ne couvrant pas latéralement toute la nucale. Vertébrale 5 étendue à la pygale.

Comme chez *Clemmydopsis*, nette concavité ventrale de la nucale entre deux bourrelets (concavité et bourrelet encore plus prononcés ici) ; chez le sous-genre type *Ptychogaster*, comme chez *Clemmydopsis*, longue cervicale dorsale et ventrale (plus courte chez le sous-genre *Temnoclemmys*), long bourrelet dorsal épiplastral gulaire concave médialement et épaissi latéralement (plus court, plus large et plus épais médialement chez le sous-genre *Temnoclemmys*). À la différence de *Clemmydopsis*, vertébrale 5 toujours étendue jusqu'à la pygale, contreforts axillaires plus développés médialement (et avec la côte 2 épaissie ventralement sous la pleurale 1) et pas d'épaississement de la côte 6 de la pleurale 5, les contreforts inguinaux étant totalement réduits du fait de la charnière du lobe postérieur ; sillons comportant fréquemment de petites irrégularités (petits décrochements, sinuosités soudaines, amincissements, etc.).

Une diagnose de *Ptychogaster* a été donnée dans BROIN (1977). Elle reste valable en annexe à la diagnose. La seule modification à apporter est la distinction entre les deux sous-genres en ce qui concerne le bourrelet gulaire dorsal épiplastral. Celui-ci est épaissi chez le genre, avec deux renflements latéraux, élevés au maximum le plus souvent médialement à la limite du sillon dorsal gularo-huméral ou parfois (1 sur 25 spécimens examinés chez l'espèce-type) sous cette limite, les écailles gulaires ne se raccourcissant pas nettement médialement. Chez le sous-genre *Ptychogaster* (moyennes et grandes formes dont l'espèce-type) il est relativement plus long, moins large et plus concave, épaissi ventralement, et chez *Temnoclemmys* (petites formes) il est relativement plus large, plus court, moins concave.

Sous-genre ***PTYCHOGASTER*** Pomel, 1847

ESPÈCE-TYPE. — *Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 : 383, 385, pl. IV, fig. 9.

DIAGNOSE. — Diffère du sous-genre *Temnoclemmys* par son bourrelet épiplastral dorsal relativement plus étroit, plus long et plus concave médialement. Sillons réguliers ou non.

Comporte de grandes formes, très épaisses, souvent avec sutures oblitérées à l'âge adulte : 26 cm de longueur de carapace pour *P. laurae* (Förster & Becker, 1888), de l'Oligocène inférieur, MP 21, d'Hoogbutsel, Belgique ; 28-29 cm pour le type de *P. grepiacensis* (Bergounioux, 1935) de Venerque et 30 cm pour le spécimen de Laugnac (précédemment rapporté à *Clemmys subpyrenaica* Bergounioux, 1935 et à *P. emydoides in* BROIN, 1977 : pl. 22), Agénien MN 2b, France ; 26,1 cm pour *P. emydoides* de Saint-Gérand-le-Puy et 27 cm pour *P. emydoides* de la molasse agénienne de Lausanne, Suisse (« *Cistudo portisi* » Golliez & Lugeon, 1889).

Quelques détails sur le crâne de *Ptychogaster emydoides* sont donnés dans BROIN (1970).

La distinction des espèces n'est pas encore établie de façon satisfaisante.

Source : MNHN, Paris

Ptychogaster (Ptychogaster) sansaniensis (De Stefano, 1902)

Fig. 7, 8

Ocadia (Emys) « sansaniensis » : De Stefano, 1902 : 269 ; pl. IX, fig. 2.
Emys aquitanensis Bergounioux, 1935 : 157-158, fig. 36. — Bergounioux & Crouzel, 1965 : 185.
Ocadia sansaniensis Lartet. — Bergounioux, 1935 : 160-161.
Ocadia (Emys) sansaniensis Lartet. — Bergounioux & Crouzel, 1965, *pro parte* : 180-182.
Ptychogaster « sansaniensis » (De Stefano, 1902c). — Broin, 1977 : 24.
Ptychogaster cf. « *sansaniensis* » (De Stefano, 1902). — Broin, 1977 : Fig. 99.

Localité-type et horizon stratigraphique. — Sansan, Gers, France. Miocène, Astaracien, MN 6.

Diagnose. — Forme à entoplastron situé en avant du fond des encoches axillaires. Diffère de toutes les autres espèces par la longueur des gulaires supérieure d'environ deux fois à la longueur des humérales alors que, chez l'espèce-type entre autres, la longueur des gulaires est inférieure, égale, rarement un peu supérieure, à la longueur des humérales.

Matériel de Sansan. — L'espèce est le plus rare des taxa de tortues de Sansan : seuls trois spécimens sont préservés.

- Carapace avec plastron antérieur, holotype, MNHN SA 15648, Fig. 7. Catalogue AC 1861-8318, don de MM. Serres et Merlieux. Figuré *in* De Stefano (1902), *Ocadia (Emys) « sansaniensis«* (Lartet) : pl. IX, fig. 2.
- Carapace dorsale, MHNT SAN 1164, Fig. 8, holotype de *Emys aquitanensis* Bergounioux, 1935, fig. 36 (Broin, 1977 : Fig. 99). La carapace est écrasée, la partie gauche reversée sur la partie droite, de la nucale à la dernière neurale.
- Portion de carapace dorsale, MHNT, SAN 1165.

Discussion. — Actuellement, nous considérons comme provisoirement valables les espèces *P. emydoides, P. sansaniensis, P. laurae* et *P. grepiacensis*.

L'espèce-type, *P. emydoides* de Saint-Gérand-le-Puy, (comme d'autres espèces) est polymorphe, probablement à cause d'une différenciation sexuelle. Les carapaces adultes sont soit ovale-arrondies, globuleuses, plus larges pour une même longueur (largeur sur longueur : 73,23 à 80,19 %, 4 spécimens complets dont le néotype avec 73,23 %, longueur 19,8 cm ; plus grand spécimen complet ovale-arrondi 21,3 cm) avec un plastron plat (femelles), soit relativement plus étroites pour une même longueur, la bordure antérieure étant notablement allongée (largeur sur longueur 66 à 71,26 %, 5 spécimens complets ; plus grand spécimen complet de Saint-Gérand, 26,1 cm) avec un plastron concave chez les plus grands spécimens (mâles). L'holotype de *P. sansaniensis*, malheureusement déformé, pourrait être une forme courte ovale-arrondie (largeur sur longueur environ 72 % ?).

De très nombreuses variations affectent les éléments de la carapace (voir Broin, 1977 : fig. 89-95 et 97-99) : sinuosité des sillons des écailles (variable de sinueux à non sinueux chez le sous-genre *Ptychogaster)*, proportions de la cervicale, de la vertébrale 1, forme des neurales, dimensions et position de l'entoplastron, proportions du bourrelet dorsal épiplastral en largeur et en épaisseur (à l'intérieur du cadre fixé dans la diagnose), forme et proportions de l'encoche anale. Les éléments de *P. sansaniensis* entrent dans le cadre des variations de *P. emydoides*.

Chez *P. sansaniensis*, les sillons sont modérément sinueux sur le néotype SA 15678, peu sinueux sur SAN 1164 (plus jeune). La cervicale est longue et un peu élargie à l'arrière avec un bord postérieur ondulé. La vertébrale 1 est fortement étrécie vers l'avant sur le type.

L'entoplastron de *P. sansaniensis*, relativement petit, est situé en totalité en avant du fond des encoches axillaires. Dans toutes les espèces suffisamment connues sur ce point, sur les spécimens où les sutures sont encore visibles dont l'espèce-type (et sauf une espèce), l'entoplastron est situé en avant ou en majeure partie en avant (variable individuellement) du fond de ces encoches. L'exception est l'espèce du

Source : MNHN, Paris

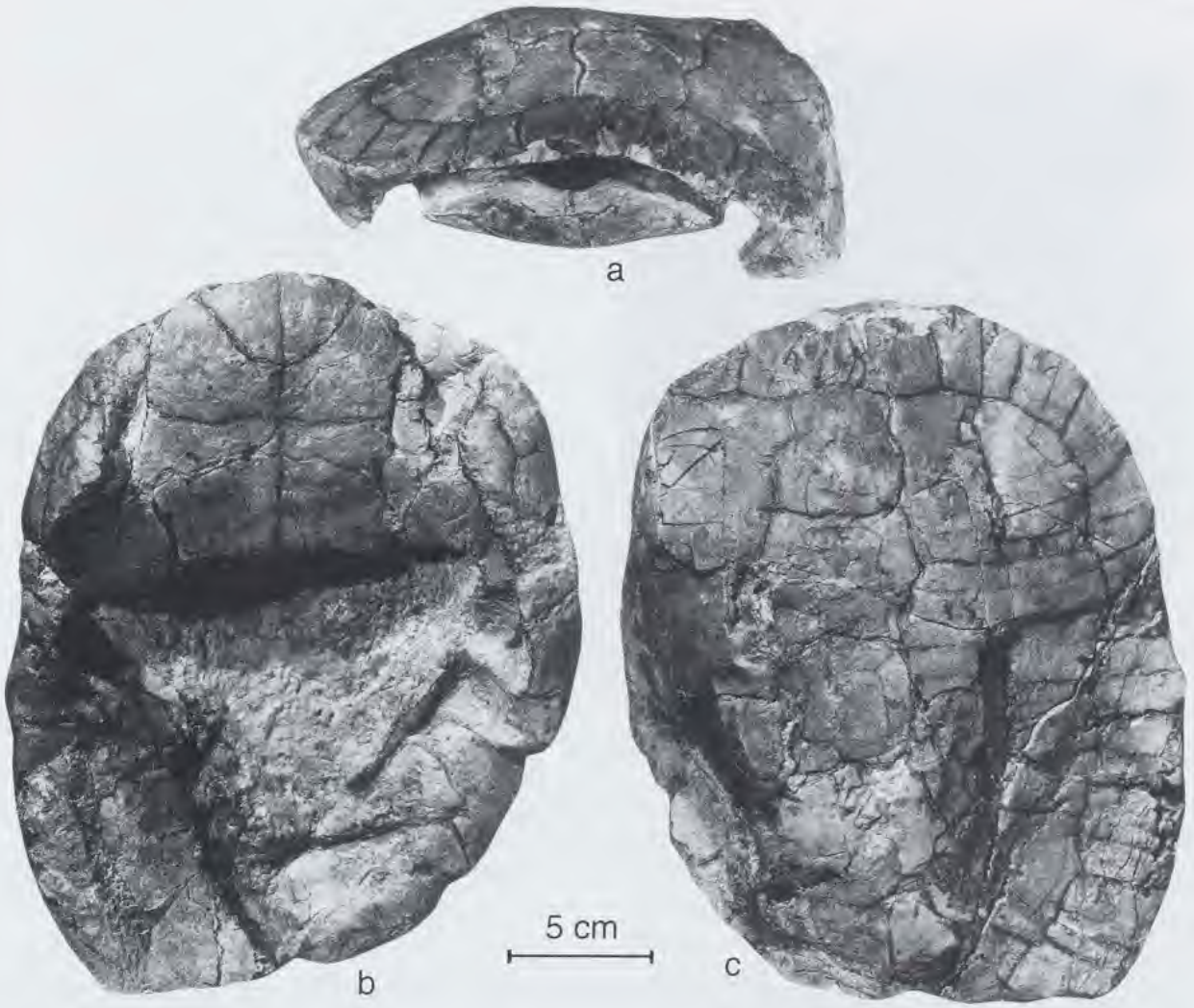


FIG. 7. — *Ptychogaster (Ptychogaster) sansaniensis* (De Stefano, 1902). Holotype, holotype d'*Ocadia (Emys) « sansaniensis »* (Lartet) De Stefano, 1902 ; MNHN, SA 15648, carapace, a, b, c, vues antérieure, ventrale et dorsale.

FIG. 7. — Ptychogaster (Ptychogaster) sansaniensis *(De Stefano, 1902). Holotype, holotype of* Ocadia (Emys) « sansaniensis » *(Lartet) De Stefano, 1902 ; MNHN, SA 15648, carapace, a, b, c, anterior, ventral and dorsal views.*

Miocène inférieur du lit de l'Ariège, France, Agénien MN 2b (DURANTHON, 1991) que nous pouvons appeller *P. grepiacensis* d'après l'un des spécimens nommé *Emys grepiacensis* Bergounioux, 1935, synonymes *Clemmys subpyrenaica* Bergounioux, 1935 et *« Clemmys batalleri » in* BERGOUNIOUX (1935, 1938 *; non Clemmys batalleri*, Bergounioux, 1931) (BROIN, 1977 : Fig. 90, 91, 93, 95). C'est aussi à cette espèce que l'on peut rapporter le spécimen de Laugnac, un grand adulte probablement mâle (plastron concave) bien qu'il soit unique par ses gulaires un peu plus longues que ses humérales (BROIN, 1977 : pl. 22, fig. 5). Chez *P. grepiacensis*, très grande, l'entoplastron est situé en majeure partie au-delà du fond des encoches axillaires vers l'arrière. L'autapomorphie de ce caractère pour cette espèce est à vérifier sur le matériel européen non révisé.

Chez *P. sansaniensis*, la série neurale du néotype SA 15648 est constituée des neurales 1 (à 4 côtés), 2 (hexagonale à petits côtés antérieurs), 3 (octogonale), 4 (hexagonale à petits côtés postérieurs) et les suivantes sont indiscernables ; chez SAN 1164, seule est discernable la forme des neurales 4 (hexagonale à petits côtés postérieurs), 5 (à 4 côtés) et 6 (octogonale).

Source : MNHN, Paris

FIG. 8. — *Ptychogaster (Ptychogaster) sansaniensis* (De Stefano, 1902). Holotype d'*Emys aquitanensis* Bergounioux, 1935 ; MHNT, SAN 1164, carapace, face dorsale.

FIG. 8. — Ptychogaster (Ptychogaster) sansaniensis *(De Stefano, 1902). Holotype of* Emys aquitanensis *Bergounioux, 1935 ; MHNT, SAN 1164, carapace, dorsal view.*

Dans le sous-genre *Ptychogaster*, le bourrelet gulaire dorsal épiplastral a une morphologie proche de celui de *Clemmydopsis* lequel est seulement plus concave (plus mince médialement) avec un renflement généralement plus médial et appartient à des individus adultes bien plus petits. Les deux genres font sûrement partie d'un même sous-groupe de Geoemydinei mais avant d'entreprendre une étude cladistique du groupe, il conviendrait d'en réviser toutes les espèces. Le bourrelet dorsal épiplastral du type de *P. sansaniensis* est conforme à celui du spécimen provenant de Chilleurs-aux-Bois, MN 3, figuré par BROIN (1977 : pl. 22, fig. 6), morphologie fréquente chez *P. emydoides*.

Le lobe postérieur de *P. sansaniensis* est inconnu de sorte qu'il n'est pas possible de savoir s'il était arrondi ou resserré au sillon fémoro-anal avec une encoche anale profonde ou non ; il est généralement peu ou pas resserré (variation individuelle) chez tous les *P. (Ptychogaster)* sauf chez *P. laurae* (Förster & Becker, 1888) (voir BROIN, 1977 : Fig. 94) et un spécimen de *P. grepiacensis* où il l'est fortement (BROIN, 1977 : Fig. 91) ; dans ce cas, les deux espèces se distinguent parce que *P. laurae* a un très large lobe antérieur en avant du fond des encoches axillaires (avec entoplastron en position antérieure) et son lobe postérieur resserré a en outre une plus profonde encoche anale que tous les autres *Ptychogaster*, y compris *P. grepiacensis*.

Source : MNHN, Paris

Sous-genre ***TEMNOCLEMMYS*** Bergounioux, 1957

ESPÈCE-TYPE. — *Clemmys batalleri* Bergounioux, 1931

Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri (Bergounioux, 1931)

Fig. 9

Emys egarensis Bataller, 1926, *nomen nudum* : 15.
Testudo sp. — Bataller, 1926 : pl. 3, fig. 1-2.
Clemmys batalleri Bergounioux, 1931 : 72-73, fig. 1-4. — BERGOUNIOUX, 1938 : 283. — BATALLER, 1956 : 21 (fide JIMÉNEZ FUENTES & MARTÍN DE JESÚS, 1991).
Temnoclemmys elongata Bergounioux, 1957 : 1236.
T. cordiformis Bergounioux, 1957 : 1236.
T. vallesensis Bergounioux, 1957 : 1236.
T. batalleri Bergounioux. — BERGOUNIOUX, 1957 : 1236.
Temnoclemmys batalleri Bergounioux. — BERGOUNIOUX, 1958 : 185-189, fig. 18-19, pl. 35-36.
Temnoclemmys cordiformis nov. sp. (sic). — BERGOUNIOUX, 1958 : 189-191, fig. 20-21, pl. 37.
Temnoclemmys vallesensis nov. sp. (sic). — BERGOUNIOUX, 1958 : 191-194, fig 22-23, pl 38-39.
Temnoclemmys elongata nov. sp. (sic). — BERGOUNIOUX, 1958 : 194-196, fig. 24, pl. 40.
Temnoclemmys batalleri Bergounioux, 1931. — MLYNARSKI, 1976 : 84.
Temnoclemmys vallenensis Bergounioux, 1958. — MLYNARSKI, 1976 : 84.
« *Mauremys* » *batalleri* (Bergounioux, 1931). — JIMÉNEZ, 1976 : 123
Ptychogaster (Temnoclemmys) cf. *batalleri* (Bergounioux, 1931b). — BROIN, 1977 : 24, 239 ; Fig. 99, pl. 23, fig. 9-14.
Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri (Bergounioux, 1931). — JIMÉNEZ FUENTES & MARTÍN DE JESÚS, 1991 : 100.

LOCALITÉ ET HORIZON STRATIGRAPHIQUE. — Terrassa, Barcelone, Catalogne, Espagne, Vallésien supérieur, MN 10.

L'espèce est attestée en Europe au Miocène supérieur-Pliocène : en Espagne dans le Vallés Penedés, Catalogne, Vallésien, MN 10, outre la localité-type ; en France, à Sansan, Gers, Astaracien, MN 6, et à La-Grive-Saint-Alban, Isère, niveau non précisé, MN 7 ou 8.

DIAGNOSE. — Petite forme à bourrelet gulaire dorsal épiplastral relativement plus court, plus large, moins concave médialement et plus épaissi médialement que chez *P. (Ptychogaster)*. En face ventrale, coins gulaires bien saillants aigus, courtes gulaires. Sillons irrégulièrement sinueux (variable avec les individus). Par rapport à *P. (Ptychogaster)*, cervicale relativement plus courte (typiquement) ou plus étroite sur une nucale un peu moins concave (variations observées sur les spécimens français). Etrécissement net au sillon fémoro-anal.

FIG. 9. — *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931). MNHN, SA 2010, épiplastrons et fragment d'entoplastron, a, b, faces ventrale et dorsale.

FIG. 9. — Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri *(Bergounioux, 1931). MNHN, SA 2010, epiplastra and fragmentary entoplastron, a, b, ventral and dorsal views.*

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL DE SANSAN. — L'espèce est rare à Sansan, repérée à ce jour en toute certitude sur six spécimens de la collection MNHN (P).

Epiplastrons : six dont SA 1997 et 2010, Fig. 9 (BROIN, 1977 : pl. 23, fig. 11-13).

Xiphiplastrons : 3 dont SA 4680 (BROIN, 1977 : pl. 23, fig. 9-10).

Pygale : SA 2007 (BROIN, 1977 : pl. 23, fig. 14).

DISCUSSION. RÉPARTITIONS GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE DU SOUS-GENRE *Temnoclemmys*. — En attendant la révision des espèces de *Ptychogaster* susceptibles d'appartenir au sous-genre *Temnoclemmys*, l'espèce *P. (Temnoclemmys) batalleri* est la seule espèce du sous-genre et leurs diagnoses sont confondues. Les espèces attribuables au sous-genre sont de petites formes (dans sa localité-type, l'espèce *P. (Temnoclemmys) batalleri* a environ 13 cm de longueur de carapace). *P. (Temnoclemmys) batalleri* ressemble à un jeune de *P. (Ptychogaster)* dont il serait une forme néoténique par sa taille réduite et par le contour de la partie épiplastrale. Mais il diffère d'un juvénile de *Ptychogaster s.s.*, connu chez *P. emydoides* par le spécimen de *P. heteroclitus* De Stefano, 1903 (pl. 14, fig. 1, MNHN SG 219), par :

- ses sutures bien serrées ou oblitérées, encore lâches chez le jeune de *Ptychogaster s.s.* ;
- son bourrelet gulaire dorsal plus épaissi (complètement mince médialement chez le jeune de *Ptychogaster* comme chez un petit *Mauremys)* ;
- son resserrement au sillon fémoro-anal ;
- sa nucale plus concave ventralement ;
- sa cervicale plus petite dorsalement ;
- ses sillons toujours en partie irrégulièrement sinueux.

Lors de la détermination de matériel de la Venta del Moro, Espagne, Turolien, MN 13, JIMÉNEZ (1976) avait bien mis en synonymie les espèces de Catalogne mais en considérant le genre *Temnoclemmys* comme synonyme de *Mauremys*, interprétation corrigée par JIMÉNEZ FUENTES & MARTÍN DE JESÚS (1991). Comme le matériel de la Venta del Moro appartient bien à *Mauremys sp.* et non à *Temnoclemmys*, ce dernier sous-genre est donc restreint en Espagne, à notre connaissance, au seul matériel du Vallésien de Catalogne. *Testudo celonica* Bergounioux, 1958, du Vallésien de Sant Celoni (Can Rabasa), est un *Ptychogaster* (observer le plastron postérieur *in* BERGOUNIOUX, 1958 : pl. 31) et paraît grand pour un *Temnoclemmys*.

Un certain nombre d'espèces européennes de *Ptychogaster* pourraient être rapportées au sous-genre *Temnoclemmys* de sorte que *T. batalleri* ne serait plus la seule espèce du sous-genre. La confirmation de cette possibilité étendrait la répartition du genre de l'Oligocène au Pliocène et Sansan ne serait plus la plus ancienne localité à *Temnoclemmys*.

Ptychogaster cayluxensis Lydekker, 1889, des phosphorites du Quercy, près de Bach, Lot, France, provenant d'anciennes récoltes d'âge non précis (Oligocène), est connu par un fragment de lobe antérieur de petite taille à bourrelet large, épais et peu concave médialement, du type *Temnoclemmys batalleri* avec deux variantes : les coins gulaires sont plus arrondis et le bourrelet dorsal gulaire épiplastral est renforcé médialement par une élévation symphysaire. D'autres spécimens de petits *Ptychogaster* avec des lobes antérieurs exactement semblables ont été trouvés à Pech Desse et à Pech du Fraysse, phosphorites du Quercy, France, MP 28, Oligocène supérieur : ils justifient l'espèce *P. cayluxensis* par le caractère de l'élévation symphysaire épiplastrale dorsale ; en revanche, les coins latéraux gulaires sont plus ou moins arrondis. Ces spécimens complémentaires sont tous de petite taille mais à sutures oblitérées (adultes), à petite cervicale (encochée postérieurement) sur une nucale bien convexe et à sillons irrégulièrement sinueux. Ils coexistent comme à Sansan avec une plus grande forme de *Ptychogaster*, *P.* cf. *emydoides*.

Ptychogaster grundensis Bachmayer & Schaffer, 1959, Grund, Autriche, « Tortonien inférieur » (partie inférieure du Miocène supérieur) : cette petite espèce (environ 13 cm de longueur de carapace), élevée, a les caractères externes de *Temnoclemmys* ; il conviendrait d'observer la morphologie du bourrelet dorsal gulaire pour s'en assurer.

Source : MNHN, Paris

Ptychogaster aff. *grundensis* Schleich, 1984, pl. 4, fig. 1-6, Niederaichbach, Allemagne, MN 5, Orléanien, est représenté par des éléments d'une petite forme de *Ptychogaster* à épiplastron large et bourrelet court correspondant à *Temnoclemmys batalleri*.

Ptychogaster ronheimensis Groessens & Schleich, 1985, Ronheim, Allemagne, MP 22, Oligocène moyen, a été décrit par ses auteurs sur un ensemble de pièces isolées provenant de petites formes (environ 16 cm) dont plusieurs ont les caractères de *Temnoclemmys* : bourrelet dorsal large et épais médialement, resserrement fémoro-anal, sinuosité des sillons, relativement petite cervicale ; mais certaines pièces épiplastrales, un peu plus grandes ou nettement plus grandes que les autres, ont un bourrelet relativement plus étroit, plus long ; ce sont soit des variations individuelles de *P. (Temnoclemmys)*, soit des pièces appartenant à *P. (Ptychogaster)*.

Ptychogaster cf. *emydoides* de Dolnice, Bohême occidentale, République Tchèque, Orléanien, MN 4 (Mlynarski & Rocek, 1985) est figuré par des éléments conformes en vue externe à ceux de *Temnoclemmys batalleri*.

Ptychogaster reinachi Roger, 1902, Stätzling, Allemagne, MN 6, Miocène moyen, est représenté par un épiplastron à bourrelet large et peu concave (Roger, 1902 : pl. 1, fig. 9 ; Schleich, 1982). Mais la longueur de ce bourrelet et la grande taille du spécimen ne vont pas dans le sens de *Temnoclemmys* ; en revanche nous avons trouvé un spécimen de Saint-Gérand-le-Puy exceptionnel avec une morphologie très voisine : à part la taille, la frontière peut être mince entre les deux sous-genres à cause des variations individuelles ; en l'absence d'un échantillon suffisant, il est difficile de trancher pour certains éléments.

Le spécimen rapporté à *Temnoclemmys* sp. *in* Broin (1977 : pl. 22, fig. 11 et 12), faluns savignéens du Bassin de la Loire, France, MN 5, Orléanien, ressemble à *Temnoclemmys* par le coin aigu de l'épiplastron, mais le bourrelet est trop long et trop concave pour *Temnoclemmys* et le spécimen est grand, comme chez l'espèce précédente.

Infrafamille TESTUDININEI Batsch, 1788

Groupe *TESTUDO* s.l.

Genre ***PALEOTESTUDO*** n. gen.

Espèce-type. — *Testudo canetotiana* Lartet, 1851 : 38.

Derivatio nominis. — De *palaios*, ancien en grec et de *testudo*, tortue en latin.

Répartitions géographique et stratigraphique. — Autriche, France, Miocène moyen : Orléanien, MN 5, et Astaracien, MN 6.

Diagnose. — Forme de *Testudo* paléarctique européen à plastron rigide (sans charnière), à carapace modérément large et longue, à lobe postérieur court, à lobe antérieur variant de arrondi à trapézoïdal, caractérisé par ses flancs verticaux avec bordure périphérique non redressée à l'avant et à l'arrière et à bourrelet dorsal épiplastral élargi prolongé jusqu'au-dessus de l'entoplastron chez l'adulte, avec une petite poche gulaire.

Longueur maximum de la carapace : 25 à 30 cm. Largeur sur longueur de la carapace : 70 %. Lobe postérieur court : sa longueur autour de 25 % de celle du plastron (connu seulement chez l'espèce-type). Bourrelet dorsal épiplastral : largeur sur longueur variable de 45 à 82 % environ.

Autre espèce du genre : *P. mellingi* (Peters, 1869).

Source : MNHN, Paris

Paleotestudo canetotiana (Lartet, 1851)

Fig. 10-12

Testudo canetotiana Lartet, 1851 *pro parte* : 38.
Testudo canetotiana Lartet. — Gervais, 1859 : 437. — Bergounioux, 1935 : 152. — Bergounioux & Crouzel, 1965 : 182-183. — Crouzel, 1971 : 535 ; 536, fig. 1.
Testudo canetotiana (Lartet). — De Stefano, 1902 : 298-304 ; pl. XI, fig. 2.
Emys sp. Bergounioux, 1935 *pro parte* : 151 (3°).
Clemmys rotundiformis Bergounioux, 1935 : 154-157, fig. 34, 35 ; pl. 14, fig. 2. — Bergounioux & Crouzel, 1965 : 185.
Broilia robusta Bergounioux et Crouzel, 1965 *pro parte* : 177, fig. 15.
Ocadia sansaniensis Lartet. — Bergounioux & Crouzel, 1965 : 183, fig. 18.
Testudo canetotiana Lartet, 1851. — Broin, 1977 : 24, 247. Fig. 113, 114 ; pl. 34, fig. 2-10.

Localité et horizon stratigraphique. — Sansan, Gers, France. Miocène moyen, Astaracien, MN 6.

Lartet (1851) cite l'espèce à Sansan, Marsolan et Chélan. La localité de Marsolan est à retirer : le spécimen qui en provenait et montré par l'Abbé Caneto à Lartet (et dont ce dernier a tiré le nom de l'espèce) a été retrouvé au Séminaire d'Auch par F. Crouzel. Il s'agit en fait d'une autre espèce, rapportée provisoirement à « *Testudo* cf. *promarginata* » (Broin, 1977 : pl. 32, fig. 2) ou « soit à l'espèce *mellingi* soit au groupe *promarginata* » (Broin, 1977 : 247) ; son niveau, MN 3, datant de l'Orléanien, est plus ancien que celui de Sansan et c'est au groupe *promarginata* que nous rapportons ce spécimen, quoique la morphologie de son bourrelet épiplastral dorsal ne soit pas connue ; sa longueur de carapace est plus grande que celle de *P. canetotiana* et sa saillie gulaire, plus étroite, est beaucoup plus prononcée. Quant à la localité de Chélan donnée par Lartet, aucun spécimen de tortue n'en a été retrouvé à notre connaissance.

Diagnose. — Espèce de dimensions modérées (25 cm de longueur de carapace maximum), à lobe postérieur particulièrement court et large (longueur de 25 % de celle du plastron, longueur sur largeur du lobe variant de 36 à 40 %) caractérisée par la forte épaisseur de toutes les plaques, la saillie gulaire faible, le bourrelet épiplastral dorsal allongé vers l'arrière chez l'adulte (longueur sur largeur variant de 45 à 65 % environ, sa longueur sur la largeur du lobe aux épiplastrons variant de 29,5 à 35,5 % environ) en formant un surplomb, variant de juste en avant (chez le jeune) à un peu au-dessus de l'entoplastron, avec une petite poche gulaire et un bord postérieur dessinant un arrondi très faible à modéré pour chaque gulaire.

Matériel de Sansan. — L'espèce est très abondante, comportant de manière sûre 40 individus et certainement beaucoup plus.

Carapace dorsale aplatie (sans la bordure postérieure), avec plastron partiel (sans les épiplastrons et le lobe postérieur), néotype, MHNT, SAN 1166, Fig. 10, coll. Ed. et L. Lartet, holotype figuré de *Clemmys rotundiformis* Bergounioux, 1935 (fig. 34-35 et pl. 14, fig. 2). Ce spécimen est choisi comme néotype car c'est le mieux conservé des spécimens de Sansan dont nous ayons la certitude qu'il ait été vu par Ed. Lartet.

Collection MNHN : elle comporte 1225 spécimens numérotés, outre des pièces encore non inventoriées.

Carapace dorsale complète mais déformée avec plastron sans le lobe postérieur, mâle, SA 1868, Fig. 11, catalogue AC 1861-8320, don de MM. Serres et Merlieux, premier spécimen décrit et figuré de l'espèce par De Stefano (1902 : pl. 11, fig. 2).

Carapace dorsale presque complète avec plastron (dont le lobe postérieur), entièrement remontée avec sa forme originelle, mâle, SA 1673, Fig. 12 (Crouzel, 1971 ; Broin, 1977 : Fig. 113, 114).

Carapace dorsale complète avec demi-plastron antérieur, femelle, SA 15647.

Carapace dorsale incomplète, écrasée, avec plastron dégagé à l'avant seulement, SA 1990, cat. AC 1861-8319, don de MM. Serres et Merlieux, mentionné mais non décrit *in* De Stefano (1902).

Source : MNHN, Paris

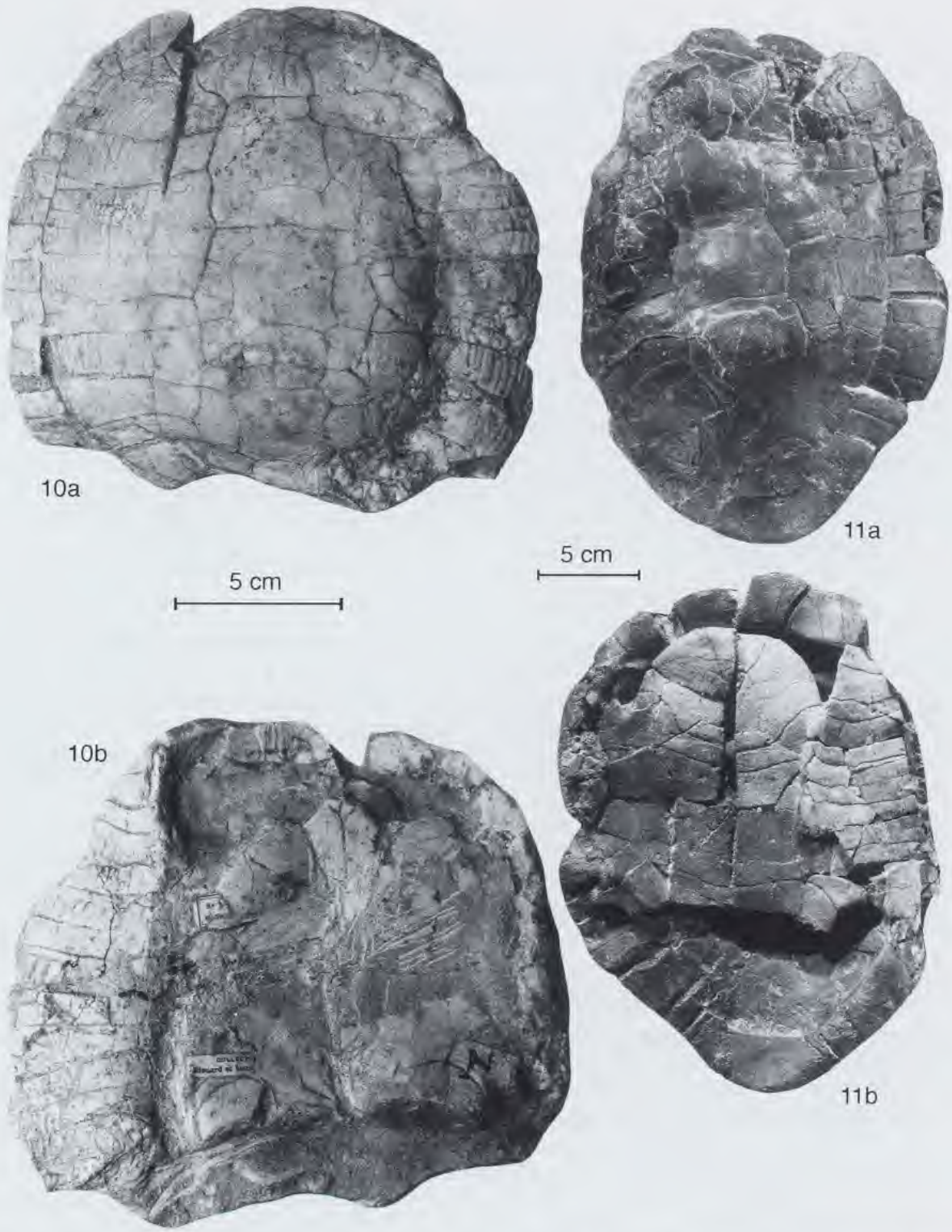


FIG. 10-11. — *Paleotestudo canetotiana* (Lartet, 1851). **10**, Néotype, MNHT, SAN 1166, carapace, a, b, faces dorsale et ventrale ; **11**, MNHN, SA 1868, carapace, a, b, faces dorsale et ventrale.

FIGS 10-11. — Paleotestudo canetotiana *(Lartet, 1851). **10**, Neotype, MNHT, SAN 1166, carapace, a, b, dorsal and ventral views ; **11**, MNHN, SA 1868, carapace, a, b, dorsal and ventral views.*

Source : MNHN, Paris

Carapace dorsale et plastron presque complets avec quelques fragments des os des membres et ceintures, individu remonté en partie, mâle, SA 1672.

Carapace antérieure avec hyo-hypoplastrons, SA 1866.

Carapace partielle avec plastron, femelle, SA 10342.

Carapace et plastron presque complets, femelle, SA 1856.

Plastron avec la bordure périphérique, SA 15369.

Carapaces dorsales partielles avec portions des plastrons, SA 1857, 1859, 1867.

Bordure postérieure de carapace dorsale, femelle, SA 1766.

Lobe antérieur de plastron, SA 1986 (BROIN, 1977 : pl. 34, fig. 5-6).

Trois épiplastrons droits, SA 1987, 1988, 1989 (BROIN, 1977 : pl. 34, 2-4, 7-8 et 9-10).

Xiphiplastrons droit et gauche, SA 15357, BERGOUNIOUX & CROUZEL, 1965 (fig. 18, *Ocadia sansaniensis*).

Plastron sans les xiphiplastrons, SA 15370.

Eléments isolés nombreux de la carapace (carapace dorsale et plastron).

Os des membres (la plupart sont des fémurs et humérus sans la tête) et ceintures.

Un fragment de vertèbre.

Aucun élément crânien.

Coll. MHNT :

Portion de carapace sans les parties antérieure et postérieure avec hyo- et hypoplastrons, SAN 1167, « *Emys* », coll. Ed. et L. LARTET.

Carapace partielle avec plastron non dégagé totalement, SAN 1168, coll. NOULET.

Carapace partielle, coll. E. LARTET (probablement une *P. canetotiana* juvénile).

Divers fragments de carapaces des collections E. LARTET, NOULET, FRIZAC et A. EDWARDS, SAN 1169 à 1176.

Coll. MHNB, divers fragments dont :

Une portion de carapace dorsale avec trois neurales et les pleurales attenantes.

Deux pleurales 1 droite et gauche.

Trois périphériques.

Hyoplastrons gauches et un droit.

Deux hypoplastrons droits et deux gauches.

Quatre xiphiplastrons gauches.

Coll. BM (NH) :

Demi-plastron antérieur, R 21873, « *Stylemys* sp ».

Nucale, R 40771, « *Testudo larteti* Pictet ».

Précoracoïde gauche, R 40772.

DESCRIPTION. — L'espèce a tous les caractères d'un *Testudo* paléarctique (Fig. 12) :

— dimensions modérées ;

— série neurale avec alternance de plaques octogonales et carrées, la première toujours rectangulaire,

— coïncidence des sillons costo-marginaux et des sutures pleuro-périphériques ;

Source : MNHN, Paris

— les limites externes des sillons des marginales 1 et de la cervicale sur la nucale et des sillons marginaux sur les périphériques libres, à l'avant principalement, sont presque toujours sur un coin saillant des plaques ;

— la cervicale est plus longue que large (très variable dans sa largeur dorsale : 0,15 cm à 0,9 cm pour une nucale de 6 cm) ;

— le lobe postérieur, rigide, est court (autour de 25 % de la longueur du plastron), loin d'atteindre la bordure périphérique (BROIN, 1977 : Fig. 113) ;

— la pygale est montée en accompagnant la réduction postérieure de la suprapygale 2, s'allongeant jusqu'au sommet des périphériques postérieures, avec coïncidence du sillon de la vertébrale 5 et de la suture de la suprapygale ou des suprapygales ;

— la suprapygale 1 embrasse la deuxième (12 spécimens à Sansan) ou bien les deux plaques sont séparées par une division transversale (1 spécimen) ou bien elles sont fusionnées (3 spécimens) ;

— le bourrelet dorsal épiplastral est fortement épaissi et convexe (prolongé en corniche jusqu'à l'entoplastron chez diverses espèces dont celle de Sansan, sauf chez les jeunes individus, voir ci-dessous) ;

— les gulaires sont allongées médialement, formant globalement deux triangles à long côté médial mordant sur l'entoplastron, la saillie gulaire étant faible à modérée ;

— le lobe postérieur est large ; sa longueur généralement inférieure à 50 % de sa largeur, moins large que les formes primitives de la famille (mesuré à Sansan sur deux spécimens avec un rapport longueur sur largeur de 36,36 et 42 %) ;

— le lobe postérieur est un peu resserré au sillon fémoro-anal ;

— l'encoche anale est large ;

— les marginales 12 sont fusionnées (réversif dans la lignée *hermanni s.s.*).

Les caractères 2 à 6 sont déjà acquis au niveau d'*Ergilemys bruneti* Broin, 1977, du Stampien, MP 29, de La Milloque, France, probable groupe-frère de *Testudo s.l.* Certains d'entre eux sont acquis parallèlement et indépendamment les uns des autres dans d'autres lignées de tortues terrestres Testudininei et c'est donc leur ensemble qui permet de reconnaître le groupe.

DIMENSIONS. — L'espèce de Sansan comporte des individus de taille modérée : le plus grand, SA 1868, mesure 24,5 cm de longueur de carapace ; SA 1990 : 23 cm conservés sur environ 24,5 ; SA 15647, 21,5 cm ; SA 1673, 23 cm ; le néotype, SAN 1166 a 15 cm conservés sur environ 16,5 cm. Chez les Testudininei actuels du Bassin méditerranéen ces longueurs sont notamment atteintes chez *Testudo ibera*, atteintes et dépassées chez *T. marginata* Schoepff, 1792 et *T. hermanni boettgeri* Mojsisovics, 1899 (voir BOUR, 1987 ; GMIRA, 1993a,b, 1995).

Presque tous les spécimens suffisamment complets sont déformés de sorte que le rapport largeur sur longueur de la carapace ne peut être mesuré que sur SA 1673, largeur 16 cm, rapport 69,50 %, ce qui correspond à *T. ibera*, à *T. graeca* et à *T. hermanni*. *Paleotestudo canetotiana* était donc une forme modérément allongée, ni spécialement large (comme le sont les spécimens d'*Agrionemys horsfieldii* et la plupart des spécimens de *T. hermanni*) ni spécialement étroite (*T. marginata*), comme chez les autres espèces de *Testudo s.s.* (à charnière hypo-xiphiplastrale).

Sur le spécimen SA 1673, le rapport hauteur sur longueur de la carapace est de : 11,7 cm/23 cm = 50,86 %, correspondant à une carapace modérément haute comme beaucoup d'individus de toutes les espèces actuelles sauf *T. marginata*, toujours plus basse et *T. kleimanni* plus haute.

Le rapport de la longueur du bourrelet dorsal épiplastral sur la longueur totale du plastron est mesurable sur trois spécimens :

- SA 1673, 2,5 cm/17,8 cm : 14,04 %,
- SA 10342, 2 cm/15,3 cm : 13,07 %,
- SA 1672, 2,4 cm/19 cm : 12,63 %.

Source : MNHN, Paris

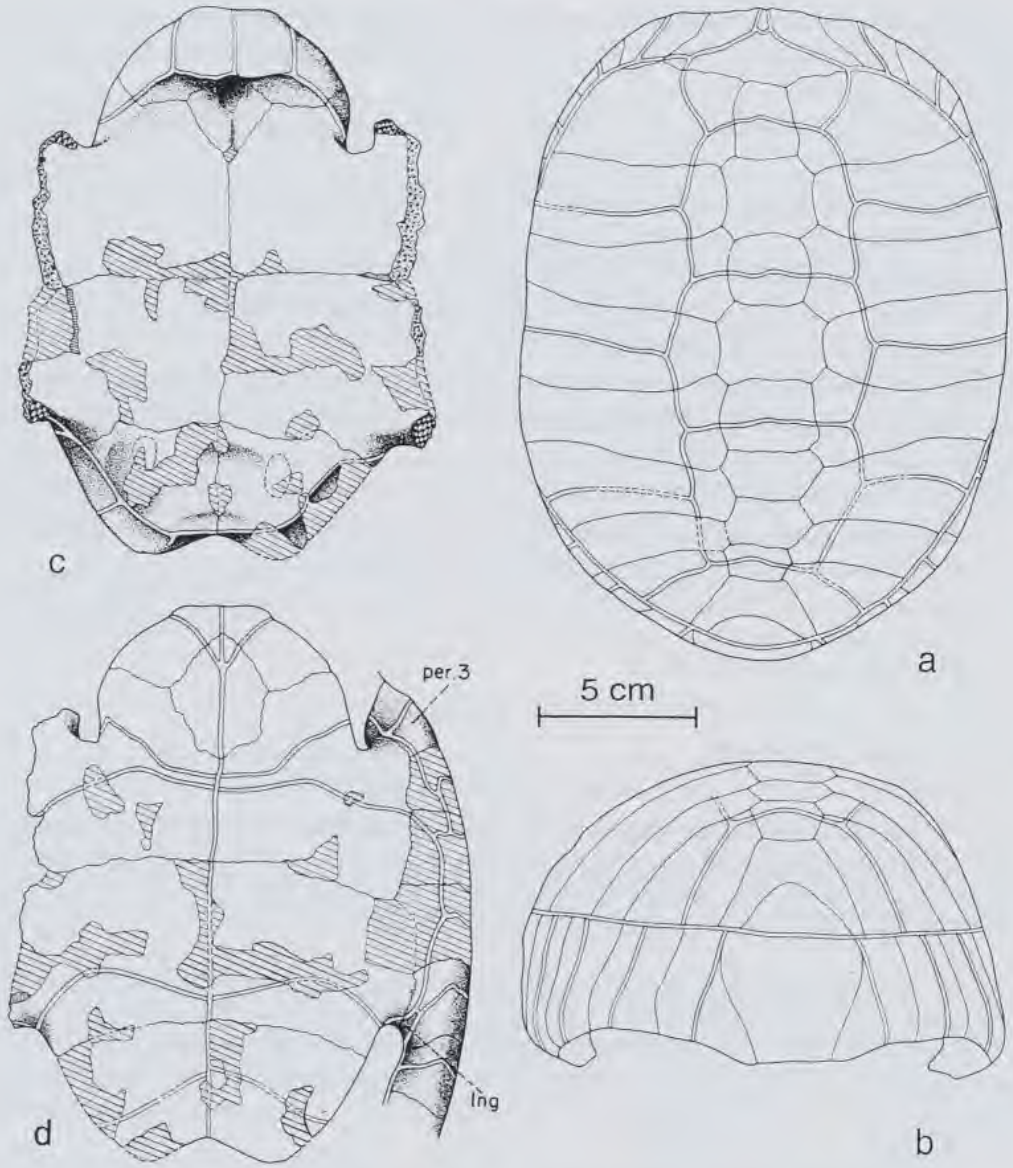


FIG. 12. — *Paleotestudo canetotiana* (Lartet, 1851). MNHN, SA 1673, a, b, carapace dorsale, faces dorsale et postérieure ; c, d, plastron, faces dorsale et ventrale ; per. 3, périphérique 3 gauche ; ing., écaille inguinale gauche.

FIG. 12. — Paleotestudo canetotiana (Lartet, 1851). MNHN, SA 1673, a, b, carapace, dorsal and posterior views ; c, d, plastron, dorsal and ventral views ; per. 3, left peripheral 3 ; ing., left inguinal scute.

Ces valeurs se retrouvent chez les actuels *Testudo graeca*, *T. ibera*, T. *marginata* et certains *Agrionemys horsfieldii*.

La longueur sur largeur du bourrelet épiplastral a été mesurée :

- SA 1673, 64,10 %,
- SA 10342, 53,33 %,
- SA 1856/1, 47,82 %.

La longueur du bourrelet sur la largeur du lobe à la suture épi-hyoplastrale varie de 29,72 % à 35,21 % (5 individus).

Source : MNHN, Paris

Les lobes sont à peu près égaux (Tab. 1), courts, particulièrement le postérieur qui n'atteint pas la bordure périphérique (BROIN, 1977 : Fig. 113). Sa longueur est de 26,40 % de la longueur du plastron, chez SA 1673, et de 24,83 %, chez SA 10342, ce qui correspond aux valeurs les plus basses d'*Agrionemys sensu* GMIRA (1995) (*A. horsfieldii* et *T. hermanni*). Le rapport longueur sur largeur est de 36,36 % chez SA 1673 et de 42 % chez SA 10342, ce qui correspond aux valeurs basses des actuels *T. hermanni* et *A. horsfieldii*. Le pont est long et relie les processus axillaires à l'avant interne de la périphérique 2 et à l'extrême bord latéro-antérieur interne de la pleurale 1 et les inguinaux à l'arrière-médial interne de la périphérique 7.

TABLEAU 1. — Proportions de trois plastrons de *Paleotestudo canetotiana* de Sansan.
TABLE 1. — Paleotestudo canetotiana, *Sansan locality, measurements of three plastra.*

Longueur (cm)	SA 1673 (mâle)	SA 10342	SA 1856/1
Lobe antérieur	4,6	3,6	3,8
Pont	8,8	8,3	env. 9
Lobe postérieur	4,5	3,9	3,9
Lobe antérieur sur plastron (%)	25,84	23,52	

Rapporté à la longueur du plastron, le lobe antérieur est relativement long (SA 1673 : 25,84 % ; SA 10342 : 23,52 %) comme chez la plupart des espèces actuelles (individus à lobe antérieur long chez *Testudo s.s.* et à lobe antérieur court chez *Agrionemys sensu* GMIRA, 1995).

Paleotestudo canetotiana est donc une forme terrestre sans apomorphie évidente au point de vue de ses dimensions et pouvant entrer dans le cadre de plusieurs genres de Testudininei des lignées des espèces actuelles d'Europe-Bassin méditerranéen. Toutefois, toutes les plaques sont particulièrement épaisses, ce qui constitue un caractère spécifique ou supra-spécifique par comparaison avec les autres tortues du Tertiaire européen : par exemple, 0,8 à 1 cm pour les pleurales et 1,5 cm pour les hypoplastrons entre les processus inguinaux chez SA 1673 (longueur 23,16 cm) ; l'espèce *mellingi* Peters, 1869, rapportée à *Paleotestudo*, a également une forte épaisseur des plaques mais pas chez tous les individus.

MORPHOLOGIE. — La forme générale de la carapace (Fig. 12a,b ; BROIN, 1977 : Fig. 113-114) est ovale allongée, avec les flancs verticaux et sans bordure périphérique relevée à l'arrière, que ce soit chez les mâles ou les femelles, reconnus d'après la plaque pygale. Deux grands spécimens ont des bosselures sous les vertébrales : SA 15647, femelle et SA 1868, mâle. La pygale peut s'observer sur des carapaces plus ou moins complètes : trois mâles, trois femelles, et parmi les plaques isolées répertoriées à ce jour : treize mâles et douze femelles. Les plaques mâles sont à la fois relativement plus étroites à l'avant et à surface externe plus courbée (plus convexe) que les plaques femelles, lesquelles sont cependant toujours un peu convexes. Ceci à la différence des espèces actuelles du groupe *Testudo s.l.* où la pygale des femelles peut être plate ou redressée vers le haut (sinon à peine convexe comme ici). Un caractère constant est noté : le long rebord ventral chevauché par l'écaille supramarginale (marginales 12 fusionnées) ; il est plus long que la partie non chevauchée par l'écaille, entre son sillon antérieur et le bord antérieur de la pygale, laquelle représente environ 1/8 de la partie chevauchée ; ceci à la différence de *Testudo graeca, T. terrestris, T. ibera, Agrionemys horsfieldii* et *T. hermanni* où la partie chevauchée par la supramarginale est variable, allant de plus courte à un peu plus longue que la partie non chevauchée ; nous ne connaissons pas la valeur de ce caractère chez les espèces fossiles du Néogène, non décrites sur ce point. Il y a des variations individuelles de la pygale chez les mâles comme chez les femelles : largeur antérieure par rapport à longueur, largeur du bord postérieur par rapport à largeur du bord antérieur,

Source : MNHN, Paris

degré de courbure. Ceci est conforme aux espèces actuelles du groupe *Testudo s.l.* Mais contrairement à celles-ci, la bordure postérieure, régulièrement convexe, ne se redresse pas de part et d'autre de la pygale.

Le bourrelet dorsal (Fig. 12c ; BROIN, 1977 : pl. 34, fig. 2-10) est plus allongé en corniche vers l'arrière (la plupart des adultes) ou moins allongé (plus jeunes spécimens), de longueur variable jusqu'à surplomber l'entoplastron en deux arrondis gulaires (pl. 37, fig. 6). Il est modérément large et la saillie gulaire est faible et relativement étroite par rapport à *P. mellingi*. Sous le surplomb du bourrelet se trouve une petite poche gulaire, plus ou moins longue suivant la longueur du surplomb. Elle varie d'absente ou faible, comme chez l'actuel *T. terrestris*, à modérée comme chez l'actuel *T. graeca*, et elle est moins forte que chez *P. mellingi*. Les humérales sont longues et les pectorales sont les écailles les plus courtes médialement : le sillon huméropectoral est postérieur à l'entoplastron (43 spécimens) ou le touche presque (3 spécimens) ; les anales sont courtes et même, la partie des xiphiplastrons chevauchée par les fémorales est le plus souvent supérieure aux anales.

Écailles plastrales (Fig. 12d) : Ab > Hum > Gul ≥ Fém > (le plus souvent) ou = (parfois) An > Pec.

DISCUSSION. — Délimitation du genre. — Une soixantaine d'« espèces » néogènes eurasiatiques (voir KUHN, 1964, et les travaux postérieurs cités ci-dessous) sont attribuées à *Testudo*. Tel que nous le définissons, *Paleotestudo* n'intègre pas les formes européennes du Miocène moyen-supérieur-Pliocène à bourrelet épiplastral antérieur à l'entoplastron : ni celles du groupe *Testudo antiqua* Bronn, 1831 à carapace large, ni celles de la lignée *Testudo (s.l.) hermanni*, ni les formes moyennement larges et à cervicale réduite, comme par exemple *T. amberiacensis* Depéret, 1894 et *T. pyrenaica* Depéret & Donnezan, 1890 (voir BROIN, 1977). Les grandes formes d'Europe occidentale souvent attribuées à *Testudo* appartiennent en fait à *Ergilemys* ou à *Cheirogaster* (voir BOURCART & BOUR, 1983 ; BROIN, 1977 ; JIMÉNEZ FUENTES & MARTÍN DE JESÚS, 1991 ; LAPPARENT DE BROIN & VAN DIJK, 1999) et sont donc aussi écartées du genre.

En ce qui concerne *Paleotestudo canetotiana*, un travail d'étude plus poussé pourra être effectué afin de mieux définir le genre et l'espèce, car il existe suffisamment d'éléments de la carapace de chaque sorte pour qu'une recherche d'un certain nombre de variations individuelles soit menée. Mais l'absence de crâne, l'insuffisance du nombre de carapaces complètes, mâles et femelles, l'écrasement des spécimens conservés et l'absence de préservation des parties cornées ne permettront pas d'études comparables à celles que l'on pratique sur les espèces actuelles (GMIRA, 1993a,b, 1995).

L'espèce nous paraissant la plus proche et que nous pouvons aussi rapporter à *Paleotestudo* est *Emys mellingi* Peters, 1869 de l'Orléanien, MN 5a, d'Eibiswald, Autriche, à laquelle nous avons déjà attribué les spécimens provenant de l'Orléanien, MNb, de Baigneaux-en-Beauce, France (BROIN, 1977). Non connue par la totalité de sa carapace (à Eibiswald par son plastron antérieur seul ; à Baigneaux-en-Beauce par une demi-carapace antérieure et des pièces isolées du plastron, dont des lobes antérieurs, et de la carapace), elle se distingue par ses dimensions un peu supérieures (longueur atteignant 30 cm environ) avec une épaisseur de plaques variable, de relativement plus faible à aussi forte que chez les spécimens de Sansan. Le bourrelet épiplastral est relativement plus large et encore plus étendu vers l'arrière : le rapport longueur sur largeur est de 72,22 % sur le spécimen d'Eibiswald (PETERS, 1869, pl. 3) et de 63 % et 81,63 %, respectivement, pour les spécimens MNHN BA 1009 (BROIN, 1977, pl. 33, fig. 5) et BA 1008 de Baigneaux-en-Beauce ; ceci pour une largeur de lobe antérieur un peu plus grande que chez *P. canetotiana*. La longueur du bourrelet par rapport à la largeur du lobe est respectivement de 41,48 %, 37,5 % et 42,10 % pour ces trois spécimens de *P. mellingi* alors qu'elle varie de 29,72 % à 35,21 % chez *P. canetotiana*. La poche gulaire, plus ou moins longue suivant la longueur du surplomb, se rencontre aussi chez *Testudo s.s.* (à charnière hypo-xiphiplastrale) et chez certains spécimens du Pléistocène de Lunel-Viel, France, de *T. lunellensis* Almera & Bofill, 1903, de la lignée de *T. hermanni s.s.* L'on note une progression parallèle du bourrelet vers l'arrière chez *Testudo*, entre *T. terrestris* où il est au minimum de recourbement et *T. kenitrensis* où il est au maximum (voir GMIRA, 1993a,b, 1995), comme dans la lignée de *T. hermanni* entre *T. hermanni* et *T. lunellensis* de Lunel-Viel et comme ici chez *Paleotestudo* entre *P. canetotiana* et *P. mellingi*.

Source : MNHN, Paris

Une autre espèce à bourrelet prolongé vers l'arrière et pouvant éventuellement entrer dans la définition de *Paleotestudo* serait *Testudo rectogularis* Schleich, 1981, de l'Astaracien, MN 6, de Sandelzhausen, Allemagne. Mais il semble que sa bordure postérieure soit un peu redressée et son lobe postérieur paraît relativement plus long (environ 33 % de la longueur du plastron et 40 à 50 % de sa longueur). Les mesures nécessaires ne sont pas données dans la description.

Relations du genre. — Le genre *Paleotestudo* peut avoir un ancêtre commun avec le groupe *T. promarginata* Reinach, 1900 (*sensu* Broin, 1977), *Testudo* paléarctique à lobe postérieur court également, se distinguant par son bourrelet épiplastral étroit, non recourbé en corniche vers l'arrière, et comportant des formes plus petites à plus grandes que *Paleotestudo canetotiana*. Notamment la grande forme de Neuville-aux-Bois, France, MN 3 (plastron figuré *in* Broin, 1977 : pl. 33, fig. 2) qui a comme *Paleotestudo* les flancs verticaux sans redressement postérieur de la bordure périphérique.

En ce qui concerne sa descendance, il convient de rechercher dans quelle mesure les lignées des espèces fossiles du Miocène supérieur et du Plio-Pléistocène d'Europe et les genres actuels *Testudo s.l.* et *Agrionemys* lui sont apparentés.

Gmira (1993 a, b, 1995) a montré que le genre actuel paléarctique *Testudo*, comprenant toutes les espèces actuelles du Bassin méditerranéen jusqu'à l'Asie centrale, pouvait se diviser en deux : *Agrionemys* Khosatzky & Mlynarski, 1966b (et voir Mlynarski, 1966b) et *Testudo s.s. Testudo s.s.* se distingue du premier par sa charnière plastrale entre les hypoplastrons et les xiphiplastrons, permettant au lobe postérieur (lequel est allongé et atteint le bord ourlé de la bordure périphérique) d'être mobile pour le passage des pattes postérieures et de la queue. Une charnière hypo-xiphiplastrale peut exister chez les femelles âgées de *T. hermanni* pour favoriser l'oviposition (comm. pers. Bour), mais jamais chez les mâles et les jeunes des deux sexes. Par l'absence de charnière, *Paleotestudo canetotiana* n'est donc pas un *Testudo s.s.* Le bourrelet épiplastral dorsal, primitivement épaissi et convexe chez *Testudo s.l.*, s'étend vers l'entoplastron qu'il parvient à surplomber en formant en dessous la poche gulaire, suivant le terme de Chkhikvadze (1973) (Broin, 1977) ; cette extension est plus nette et plus prononcée chez *Testudo s.s.* que chez les autres *Testudo s.l.*, comme chez *Paleotestudo*. Toutefois nous avons vu que certains spécimens de *T. lunellensis* de Lunel Viel, de la lignée *hermanni s.s.*, ont un même prolongement que chez *Testudo s.s.* et *P. canetotiana*. Il a aussi été montré que ce genre *Testudo s.s.* à charnière existe au moins depuis le Miocène supérieur, Turolien, MN 12 de Pikermi, Grèce, avec *Testudo marmorum* Gaudry, 1862-1867 et *Testudo* sp., du Turolien de Salonique (Arambourg & Piveteau, 1929).

Gmira (1993b, 1995) a aussi montré que l'on pouvait réunir les espèces *Agrionemys horsfieldii* et *Testudo hermanni* en un même genre *Agrionemys* d'après la présence commune de 9 caractères apomorphiques. Certains concernent des parties périssables de l'individu (étuis caudaux, pattern de couleurs) ou non conservés à Sansan (crâne, membres) et seuls quelques-uns sont applicables aux carapaces fossiles : sillon huméro-pectoral traversant ou tendant à traverser l'entoplastron (humérales plus courtes), gulaires peu ou bien saillantes, anales longues et fémorales raccourcies, lobe postérieur large, carapace large à mi-longueur. Mais ces caractères ne sont pas applicables aux fossiles en l'absence d'un échantillon suffisant. Il y a, en effet, des chevauchements entre espèces pour certains caractères (par exemple la largeur de la carapace et le développement de la saillie gulaire, fémorales raccourcies au profit des anales, largeur du lobe postérieur). Or, *T. hermanni* a des limites de valeurs particulièrement larges, recoupant celles que l'on trouve dans diverses lignées.

Paleotestudo canetotiana n'a qu'une seule de ces apomorphies d'*Agrionemys*, celle du lobe postérieur large (et court), avec les valeurs basses de *T. hermanni* et les valeurs d'*A. horsfieldii*. Le caractère lobe court est apparu tôt dans la stratigraphie, dès l'Oligocène avec *Testudo roquesi* Bergounioux, 1936, de Bard, Auvergne, France, et aussi chez les *Ergilemys* européens que l'on peut considérer comme le groupe-frère des *Testudo* paléarctiques (Broin, 1977) ; c'est d'ailleurs un caractère que l'on trouve chez divers Testudininei où il s'est réalisé parallèlement ; par exemple chez *Cheirogaster ginsburgi* (Broin, 1977) d'Artenay, MN 4 (précédemment rapporté à *Testudo*, voir Lapparent de Broin & van Dijk, 1999), chez certains *Manouria emys* actuels (rapport variable de 25 à 30 %) et chez certains membres du groupe des genres endémiques africains et malgaches, groupe-frère de la lignée des *Ergilemys-Testudo s.l.*

Source : MNHN, Paris

(voir GMIRA, 1995). Le caractère lobe large apparaît chez les *Testudo* paléarctiques à partir du Miocène ; c'est un caractère variable avec les espèces et les valeurs hautes (longueur sur largeur du lobe) sont celles de *Testudo* : il ne peut pas caractériser *Agrionemys s.l.* quand interviennent les espèces fossiles dans la comparaison.

Le prolongement gulaire avec poche gulaire nette de *Paleotestudo canetotiana* ne peut pas la rapprocher de *Testudo s.s.* par opposition à *Agrionemys sensu* GMIRA (incluant la lignée *hermanni)* à cause des spécimens à poche gulaire du Pléistocène de Lunel-Viel, Hérault.

Enfin, *Testudo s.s.* et *Agrionemys* (*sensu* GMIRA, 1993b, 1995) ont un redressement de la bordure périphérique postérieure, de part et d'autre de la pygale, contrairement à *Paleotestudo*. L'espèce *P. canetotiana*, pour les caractères fossilisables seuls connus, n'est donc ni un *Testudo* ni un *Agrionemys* tels qu'ils sont définis sur les espèces actuelles.

Par ailleurs, CHKHIKVADZE (1970) avait créé le genre *Protestudo* pour les espèces néogènes eurasiatiques à plastron rigide et lobe postérieur court et large, y incluant *Testudo hermanni*. Dans le même esprit que GMIRA (1993a,b, 1995), il réservait *Testudo* aux espèces à charnière. Mais le problème est qu'il a choisi comme espèce-type de *Protestudo* l'espèce *Testudo bessarabica* Riabinin, 1915-1918 (synonyme *Testudo tarakliensis* Riabinin, 1915-1918, de la même région) du Miocène terminal, Méotien, de Bessarabie, Ukraine, (voir aussi MACAROVICI, 1930) ; or, cette espèce n'annonce pas *T. hermanni* mais ressemble à un *Agrionemys horsdfieldii*, bien qu'elle ait ses caractéristiques propres. La carapace est très large (largeur sur longueur environ 84 à 85 %) avec une bordure périphérique postérieure redressée par rapport à la pygale. Le plastron est particulièrement proche de celui d'*Agrionemys horsfieldii*, et notamment des individus d'Afghanistan (coll. MNHN, P), par les lobes plutôt triangulaires-trapézoïdes, étrécis vers l'avant et l'arrière, non arrondis, avec une forte saillie gulaire et une encoche anale triangulaire avec pointes xiphiplastrales plus aigues que chez les formes européennes ; ce rétrécissement des lobes, paraissant plus fort à l'avant et à l'arrière (avec extrémités anales plus ou moins pointues) du fait de la grande largeur de la carapace, est caractéristique d'*Agrionemys*. Il semblerait donc que *Protestudo* en soit un synonyme junior. Ce nom de genre ne peut être donné à l'espèce *canetotiana*.

La lignée *T. hermanni* est reconnaissable principalement à sa double écaille supracaudale (marginales 12 non fusionnées, caractère réversif) et à la fusion des deux suprapygales (voir les autres caractères *in* GMIRA, 1995). N'ayant pas les apomorphies d'*Agrionemys* présents chez *Testudo bessarabica*, la lignée *T. hermanni* s'en serait séparée au moins depuis le Miocène terminal. Elle est attestée avec certitude depuis le Pliocène supérieur Ruscinien, MN 15, de Weze, Pologne, avec *Testudo szalai* Mlynarski, 1955, et le Pléistocène inférieur de Valdarno, Italie avec *T. globosa* Portis, 1890 (KOTSAKIS, 1980). Lui sont aussi rapportés *Testudo lunellensis* Almera & Bofill, 1903, de Lunel-Viel et de Catalogne, de nombreux spécimens du Pléistocène-Actuel d'Espagne, de Portugal, d'Italie et de France, enfin bien des restes inédits dont ceux du Pléistocène de l'Escale (collection Bonifay) et de Soave, Italie.

Plus antérieurement, bien des espèces européennes peuvent être rassemblées dans un groupe *antiqua*, d'après *Testudo antiqua* Bronn, 1831, Hohenhöwen, Allemagne (MN 6-8). Ce sont *T. escheri* Pictet & Humbert, 1856, de la molasse miocène de Winterthur (Suisse), *T. steinheimensis* Staesche, 1931, de Steinheim (MN 7) et *T. opisthoklitea*, Schleich, 1981, de Gammelsdorf (MN 7-8) (Allemagne) et *Testudo burgenlandica* Bachmayer & Mlynarski, 1983, du Pontien de Kohfidisch (Autriche). Les carapaces sont larges, leur largeur étant de 80 à 90 % de leur longueur. Il apparaît que ces espèces, *Agrionemys* et les espèces de la lignée de *T. hermanni*, se partagent plusieurs caractères mais avec une distribution en mosaïque (carapaces à forme large, bourrelet épiplastral dorsal antérieur à l'entoplastron, lobe postérieur court, lobe postérieur plus ou moins large). Certains caractères sont acquis aussi bien par la lignée récente de *T. hermanni* (Pléistocène-Actuel) que par *A. horsfieldii* (par exemple les fémorales raccourcies, les anales allongées et le sillon huméro-pectoral traversant ou tendant à traverser l'entoplastron), tandis que d'autres (comme la carapace large chez tous les individus) sont acquis aussi bien par *T. globosa* au sein de la lignée *T. hermanni* et par les membres du groupe *T. antiqua* que par *A. horsfieldii*. Toutefois, le faible nombre de spécimens préservés par espèce rend douteux la permanence du dernier caractère chez les formes fossiles. Mais il est certain que *P. canetotiana* n'appartient pas à ce groupe. Le redressement de

Source : MNHN, Paris

la bordure postérieure, présent primitivement généralement chez les Testudininei comme *Testudo* et *Agrionemys sensu* GMIRA mais aussi *Hadrianus*, *Cheirogaster*, *Ergilemys* et chez la petite forme *T. promarginata* de St Gérand-le-Puy (BROIN, 1977, pl. 31), disparaît chez celle de Neuville-aux-Bois (BROIN, 1977) et chez *Paleotestudo*. Difficile à reconnaître chez les carapaces fossiles déformées, il semble ne pas être possédé par toutes les espèces du groupe *antiqua*.

En définitive, rien n'empêche que *Paleotestudo* soit le groupe-frère de l'ensemble de toutes ces lignées du Miocène supérieur-Actuel, lignées de *T. hermanni* de laquelle *T. pyrenaica* a pu se détacher, de *T. antiqua* et d'*Agrionemys*, mais aussi de *Testudo* s.s.

CONSIDÉRATIONS PALÉOÉCOLOGIQUES

Cinq espèces de tortues, se répartissant dans deux familles, sont donc dénombrées à Sansan :

Une grande Chelydridae, famille de tortues d'eau douce vivant sur le fond du lac ou du cours d'eau sous une faible tranche d'eau, *Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935), modérément abondant.

– Trois Testudinidae d'eau douce – semi-terrestres :

— un genre de taille moyenne, *Ptychogaster (Ptychogaster) sansaniensis* (De Stefano, 1902, le moins abondant des taxa de Sansan (trois spécimens) ;

— deux petites formes, *Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931), peu abondant, représenté par six spécimens au moins, et *Clemmydopsis turnauensis* (Meyer, 1858), le plus abondant des taxa de Sansan (au moins 60 spécimens et probablement plus).

Un genre de Testudinidae terrestre plutôt petit, *Paleotestudo canetotiana* (Lartet, 1851), pour lequel le genre *Paleotestudo* est créé, très abondant aussi (40 spécimens et plus).

Il n'y a pas de grande tortue terrestre, comme *Ergilemys* (*sensu* BROIN, 1977) possible groupe-frère des *Testudo s.l.* paléarctiques ou *Cheirogaster* (voir BROIN, 1977 ; BOURCART & BOUR, 1983), groupe-frère probable de *Geochelone s.s.* (voir LAPPARENT DE BROIN & VAN DIJK, 1999). Les grandes formes sont actuellement restreintes à l'Afrique intertropicale (*Geochelone* ; voir ROSET *et al.*, 1991) et aux îles de l'océan Indien, Aldabra, Seychelles, (*Dipsochelys*) et du Pacifique, Galapagos (*Chelonoidis*) (BOUR, 1980 ; 1982 ; 1985) ; il y en avait encore à l'Orléanien de France, à Pontlevoy, MN 5 (BROIN, 1977) et à l'Astaracien inférieur d'Allemagne, à Sandelzhausen, MN 6, et probablement même plus récemment (MN 7, MN 7-8) (SCHLEICH, 1981). Seul *Cheirogaster* reviendra plus tard en France à Montredon, Vallésien, MN 10, à Cucuron - Mont-Léberon, Turolien, MN 13 et à Perpignan, Ruscinien, MN 15 (BOURCART & BOUR, 1986 ; BROIN, 1977) et en Espagne, à Hostalets de Piérola et à Arevalo, Vallésien, MN 9-10 (JIMÉNEZ FUENTES & MARTÍN DE JESÚS, 1991) et à Las Higuerelas, MN 116a. De même, il n'y a pas à Sansan de Trionychidae et de *Mauremys*, formes d'eau douce connues dans les gisements français de la période précédente, respectivement depuis le Paléocène et l'Oligocène. Les Trionychidae et le Geoemydinei *Mauremys* sont encore présents à la fin de l'Orléanien, les premiers dans les faluns de Pontlevoy (MN 5) et dans les faluns d'Anjou (MN 5), le second dans les faluns de Pontlevoy (MN 5) ; ils ne sont plus représentés à Sansan, alors que *Trionyx* est encore présent en Allemagne jusqu'à la fin de l'Astaracien-début du Vallésien (MN 8-9), et *Mauremys* à l'Astaracien inférieur, MN 6, et peut-être même un peu au delà jusqu'à l'Astaracien supérieur (MN 7-8) (SCHLEICH, 1981, 1982, 1984, 1985).

La faune chélonienne de Sansan est composée de tortues de terre et de rivages (petites tortues terrestres et tortues boîtes), de marais ou de lacs plus que de rivières (abondance de *Clemmydopsis* et de *Chelydropsis*). L'absence de *Mauremys* et de *Trionyx* pourrait s'interpréter ici comme simplement due au fait que le gisement de Sansan représente un milieu aquatique non favorable à ces genres (lac ou marais trop limoneux, pas d'eau suffisamment libre et vaste). Mais le contexte général montre l'absence ou la raréfaction dans toute l'Europe occidentale de ces formes à partir du Miocène moyen, particulièrement

Source : MNHN, Paris

à l'Astaracien et plus tôt en France qu'en Allemagne (voir les répartitions dans BROIN, 1977 et SCHLEICH, 1981, 1982, 1984, 1985) tandis que persistent les plus petites formes d'eau douce – semi-terrestres (tortues boîtes) de type *Ptychogaster (Temnoclemys)* et *Clemmydopsis*, sans oublier les divers « *Geoemyda* » et *Sakya* d'Europe centrale. Un facteur climatique a dû jouer, et plus tôt en France que dans d'autres pays européens plus orientaux. Si le climat était sec en France puis plus à l'est en Europe vers cette fin du Miocène moyen, comme la présence des formes de taille modérée terrestres et semi-terrestres de tortues le montre, les fleuves pouvaient avoir régressé, expliquant le recul des Trionychidae et de *Mauremys*. Une légère baisse de la température a pu jouer aussi. *Trionyx s.s.* est revenu brièvement sur le pourtour méditerranéen au Pliocène (sud de la France, MN 14-15) – Plio-Pléistocène (Italie, Plaisancien et Valdarno supérieur), comme *Mauremys* (BROIN, 1977 ; KOTSAKIS, 1980, 1982 ; KOTSAKIS & MORI, 1981). Ensuite, il s'est restreint à la Méditerranée orientale et méridionale, de la Turquie (où il est présent actuellement avec un autre sous-genre, *Rafetus*) à l'Afrique. *Mauremys* est de nouveau absent de France au Pléistocène, pendant lequel il est attesté, en Europe, en Italie, Grèce et Sardaigne (CALOI *et al.*, 1981 ; KOTSAKIS, 1980, 1981), puis il est revenu jusqu'au sud de la France (Pyrénées Orientales) à l'ouest, avec *M. leprosa*, et jusqu'au nord de la Yougoslavie à l'est avec *M. caspica* (voir les cartes de répartition des espèces actuelles, *in* BROIN, 1978, d'après BOUR pour le Bassin méditerranéen et IVERSON, 1992). Par ailleurs, Sansan est le dernier gisement de France miocène à avoir livré *Chelydropsis*, avant son retour épisodique, avec *Cheirogaster*, *Mauremys* et *Trionyx*, au Pliocène (découvertes récentes de J. AYMAR à Villeneuve-de-la-Raho, MN 15, sud de Perpignan ; AYMAR, 1992) alors qu'il s'est maintenu plus à l'est en Europe jusqu'au Pliocène moyen de Moldavie (MN 16).

Lorsque l'on suit la répartition des tortues dans le temps, Sansan apparaît donc comme un gisement charnière entre un Néogène ancien et un Néogène récent et le témoin d'un changement de la faune de tortues, consécutif à une modification climatique importante (assèchement) au milieu du Miocène, lequel s'étendra à toute l'Europe au Miocène supérieur.

REMERCIEMENTS

Mes sincères remerciements vont à tous ceux qui m'ont aidée dans ce travail et en particulier : M. l'Abbé CROUZEL à l'Institut Catholique de Toulouse, C. SUDRE et F. DURANTHON au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse ; Mme le Conservateur du Muséum d'Histoire naturelle de Bordeaux ; D. JAMMOT, Conservateur et F. CHEVRIER au Muséum des Sciences Naturelles d'Orléans ; le Dr CHARIG et le Dr A. MILNER et S. CHAPMAN au Natural History Museum de Londres ; le Dr R. WILD et le Dr R. BÖTTCHER du Staatliches Museum für Naturkunde-Stuttgart ; le Dr.W.-D. HEINRICH et le Dr H.P. SCHULTZE de l'Institut für Paläontologie, Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität Berlin ; Jacques AYMAR, de Saint-Estève, pour la faune des environs de Perpignan. Au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris m'ont aidée : R. BOUR et Mme RACINE au Laboratoire de Zoologie des Reptiles et Amphibiens ; F. RENOULT au Laboratoire d'Anatomie Comparée ; mes collègues du Laboratoire de Paléontologie et en particulier L. GINSBURG, les doctorants du laboratoire de Paléontologie S. GMIRA et P.-A. SAINT-ANDRÉ, ainsi que S. PRAT, étudiante en Géologie à Paris 6, pour la préparation et le catalogage des spécimens et A. JANOO pour la correction de l'abstract ; D. SERRETTE et L. MERLETTE photographes, F. PILARD, dessinatrice, et S. BARTA-CALMUS, documentaliste : je les remercie tous sincèrement.

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALMERA, D.J. & BOFILL, A.P., 1903. — Consideraciones sobre los restos fósiles cuaternarios de la caverna de Gracia (Barcelona). *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes*, 4, **33** : 447-459.

ARAMBOURG, C. & PIVETEAU, J., 1929. — Les vertébrés du Pontien de Salonique. *Annales de Paléontologie*, **18** : 57-139.

BACHMAYER, F., 1957. — Ein fossiler Schildkrötenrest (Clemmys ukoi nov. spec.) aus oberpanonischen Süsswasserablagerungen von Gramatneusiedl (südliches Wiener Becken). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Geologie und Paläontologie*, **61** : 78-89.

BACHMAYER, F. & MLYNARSKI, M., 1983. — Die Fauna der pontischen Höhlen- und Spaltenfüllungen bei Kohfidisch, Burgenland (Österreich). Schildkröten (Emydidae und Testudinidae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **85**/A : 107-128.

BACHMAYER, F. & MLYNARSKI, M., 1984. — *Geoemyda ukoi* (Bachmayer, 1957). Ein Beitrag zur systematischen Stellung der fossilen Schildkröten Österreichs. *Annalen des Naturhistorsichen Museums in Wien*, **86**, A : 7-11.

BACHMAYER, F. & SCHAFFER, F., 1959. — Ein bemerkenswerter Schildkrötenfund (Ptychogaster grundensis nov. spec.) aus dem Untertorton von Grund, Niederösterreich. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **63** : 82-891.

BATALLER, J.R., 1926. — Estudio de restos fósiles de tortuga recientemente encontrados en Cataluña. *Boletin del Instituto Geológico de España*, **6**, 3ra ser. : 18 pp.

BERGOUNIOUX, F.M., 1931. — Sur une *Clemmys* du Pontien catalan. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 61 : 72-78.

BERGOUNIOUX, F.M., 1932. — Sur une *Clemmys* de la Débruge. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **64** (2) : 403-409.

BERGOUNIOUX, F.M., 1935. — Contribution à l'étude paléontologique des Chéloniens. Chéloniens fossiles du Bassin d'Aquitaine. *Mémoires de la Société géolologique de France*, N.S., **25** : 1-216.

BERGOUNIOUX, F.M., 1936. — Chéloniens fossiles conservés au laboratoire de géologie de la faculté des sciences de Clermont-Ferrand. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **69** : 50-68.

BERGOUNIOUX, F.M., 1938. — Chéloniens fossiles d'Espagne. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **72** : 257-288.

BERGOUNIOUX, F.M., 1957. - *Temnoclemmys*, nouveau genre de Chéloniens lacustres du Néogène de Catalogne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **244** : 1236-1238.

BERGOUNIOUX, F.M., 1958. — Les reptiles fossiles du Tertiaire de la Catalogne. *Estudios Geológicos*, **14** (39) : 129-219.

BERGOUNIOUX, F.M. & CROUZEL, F., 1965. — Chéloniens de Sansan. *Annales de Paléontologie*, (Vertébrés), **51** (2) : 151-187.

BICKHAM, J.W. & CARR, J.L., 1983. — Taxonomy and Phylogeny of the Higher Categories of Cryptodiran Turtles Based on a Cladistic Analysis of Chromosomal Data. *Copeia*, **4** : 918-932.

BODA, A., 1927. — Clemmydopsis sopronensis, n.g. n sp. aus der unteren pannonischen Stufe von Sopron in Ungarn. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, B, **9** : 375-383.

BOULENGER, G.A., 1889. — *Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Natural History). Trustees of the British Museum (Natural History)* eds., London, 309 pp.

BOUR, R., 1972. — Tortues aquatiques à plastron étoilé : Heosemys Stejneger. *Aquarama*, **6** (19) : 30-32.

BOUR, R., 1980. — Essai sur la taxinomie des Testudinidae actuels (Reptilia, Chelonii). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, 4 sér., 2, A, **2** : 541-546.

BOUR, R., 1982. — Contribution à la connaissance des Tortues terrestres des Seychelles : définition du genre endémique et description d'une espèce nouvelle probablement originaire des îles granitiques et au bord de l'extinction. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **295**, III : 117-122.

BOUR, R., 1985. — Les tortues terrestres géantes des îles de l'Océan Indien Occidental : données géographiques, taxinomiques et phylogénétiques. *Studia Geologica Salmanticensia*, vol. espec. 1, *Studia Palaeocheloniologica* I, F. DE BROIN, E. JIMÉNEZ-FUENTES eds. : 17-76.

BOUR, R., 1987. — L'identité des Tortues terrestres européennes : spécimens-types et localités-types. *Revue française d'Aquariologie*, **13** (4) : 111-122.

BOUR, R. & DUBOIS, A., 1986. — Nomenclature ordinale et familiale des Tortues (Reptilia). Note complémentaire. *Bulletin mensuel de la Société Linéenne de Lyon*, **55** (3) : 87-90.

BOURCART, R. & BOUR, R., 1983. — La Tortue géante de Perpignan. *Société Agricole, Scientifique et Littéraire des Pyrénées-Orientales*, **21** : 167-177.

BOURRET, R., 1941. — Les Tortues de l'Indochine. *Notes de l'Institut d'Océanographie d'Indochine*, **38** : 235 pp.

BRINKMAN, D.B. & PENG, J.H., 1993a . — *Ordosemys leios*, n.gen., n.sp., a new turtle from the Early Cretaceous of the Ordos Basin, Inner Mongolia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **30** (10-11) : 2128-2138.

BRINKMAN, D.B. & PENG, J.H., 1993b . — New material of *Sinemys* (Testudines, Sinemydidae) from the Early Cretaceous of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **30** (10-11) : 2139-2152.

Source : MNHN, Paris

BROIN, F. DE, 1970. — Découverte d'une Tortue (*Ptychogaster* sp.) dans le Sannoisien (Lattorfien) des Mines de Potasse d'Alsace. *Bulletin du Service de la Carte Géologique d'Alsace-Lorraine*, **23** (2) : 85-91.

BROIN, F. DE, 1977. — Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, C, **38** : I-IX, 1-366.

BROIN, F. DE, 1978. — Les Tortues de France, Actuelles et Fossiles. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **5** : 34-42.

BRONN, H.G., 1831. — *Testudo antiqua*, eine im Süsswasser-Gypse von Hohenhöwen untergegangene Art. *Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curosiorum*, **15**, 2 : 203-216.

CALOI, L., KOTSAKIS, T., PALOMBO, M.R. & PETRONIO, C., 1981. — Il giacimento a vertebrati del Pleistocene superiore di San Giovanni in Sinis (Sardegna occidentale). *Atti della Accademia Nazionale dei Lincei, Rendiconti, Classe di Scienze fisiche, matematiche e naturali*, ser. 8, **49** (3-4) : 185-197.

CHKHIKVADZE, V.M., 1968. — Sakyidae, a new family of fossil turtles (en russe). *Paleontologicheskij Zhurnal*, **2** : 88-94.

CHKHIKVADZE, V.M., 1970. — Sur l'origine des tortues terrestres paléarctiques actuelles (en russe). *Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR*, **57**, 1 : 245-247.

CHKHIKVADZE, V.M., 1971a. — Contribution à l'histoire des tortues de la famille des Chelydridae (en russe). *Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR*, **61**, 1 : 237-240.

CHKHIKVADZE, V.M., 1971b. — Première découverte d'une tortue tertiaire de la famille des Platysternidae (en russe). *Paleontologicheskij Zhurnal*, **4** : 137-139.

CHKHIKVADZE, V.M., 1973. - *Tortues tertiaires du Bassin de Zajsan* (en russe). Academy of Sciences of the Georgian SSR, Mecniereba, Tbilissi : 100 pp.

CHKHIKVADZE, V.M., 1985. — Classification des tortues de la famille des Emydidae et leurs liens phylogénétiques avec d'autres familles. *Studia Geologica Salmanticensia*, vol. espec. 1, *Studia Palaeocheloniologica* I. F. DE BROIN, E. JIMÉNEZ-FUENTES eds. : 105-113.

CROUZEL, F., 1971. — Sur une *Testudo canetotiana* du gisement de Sansan (Gers) (Helvétien moyen). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **107** (3-4) : 534-539.

DE STEFANO, G., 1902. — Cheloniani Fossili Cenozoici. *Bollettino della Societa geologica italiana*, **21** : 263-304.

DE STEFANO, G., 1903. — Ptychogaster miocenici delle Francia conservati nel Museo di Storia Naturale di Parigi. *Palaeontografica Italica*, **9** : 61-94.

DURANTHON, F., 1991. — Biozonation des molasses continentales oligo-miocènes de la région toulousaine par l'étude des mammifères. Apports à la connaissance du Bassin d'Aquitaine (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **313**, II : 965-970.

ERICKSON, B.R., 1973. — A new chelydrid turtle *Protochelydra zangerli* from the late Paleocene of North Dakota. *Scientific Publication of the Science Museum of Minnesota, N. Ser.* 2, **2** : 16 pp.

FÖRSTER, B. & BECKER, H., 1888. — Ueber Schildkrötenreste aus dem Oligocän des Sundgaus. *Mitteilungen der Commission der geologischen Landes-Untersuchung Elsass-Lothringen*, **1** (4) : 215-228.

GAFFNEY, E.S., 1975. — Phylogeny of the Chelydrid Turtles : A Study of shared derived Characters in the Skull. *Fieldiana, Geology*, **33** (9) : 157-178.

GAFFNEY, E.S., HUTCHINSON, J.H., JENKINS, Jr F.A. & MEEKER, L.J., 1987. — Modern Turtle Origins : The Oldest Known Cryptodire. *Science*, **237** : 289-291.

GAFFNEY, E.S. & MEYLAN, P.A., 1988. — A phylogeny of turtles. *In : The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Vol. 1 : Amphibians, Reptiles, Birds*, 5 : 157-219. M. J. BENTON ed., Systematics Assoc. Spec. Vol. N° 35A, Clarendon Press, Oxford.

GAFFNEY, E.S. & SCHLEICH, H.H., 1994. — New reptile Material from the Middle Miocene Locality of Unterwohlbach/South Germany. *Courier Forschunginstitut Senckenberg*, **173** : 197-213.

GAUDRY, A., 1862-1867. — *Animaux fossiles et géologie de l'Attique*. F. Savy éd., Paris : 474 pp.

GERVAIS, P., 1859. — *Zoologie et paléontologie française*. Arthus Bertrand éd., Paris : 544 pp., Atlas 84 pl.

GMIRA, S., 1993a. — Une nouvelle espèce de tortue Testudininei (*Testudo kenitrensis* n. sp.) de l'Inter Amirien-Tensiftien de Kénitra (Maroc). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **316** (II) : 701-707.

GMIRA, S., 1993b. — Nouvelles données sur les espèces actuelles de *Testudo* (Chelonii, Testudinidae). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, **65** : 49-56.

GMIRA, S., 1995. — *Étude des Chéloniens fossiles du Maroc. Anatomie. Systématique. Phylogénie*. Cahiers de Paléontologie, CNRS éd., Paris : 140 pp.

GOLLIEZ, H. & LUGEON, M., 1889. — Note sur quelques chéloniens nouveaux de la molasse langhienne de Lausanne. *Mémoires de la Société paléontologique de Suisse*, **16** : 1-241.

GROESSENS-VAN DYCK, M.-Cl. & SCHLEICH, H.H., 1985. — Nouveaux Matériels des Tortues (*Ptychogaster*/*Ergilemys*) de la localité Oligocène moyen de Ronheim (Sud de l'Allemagne). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*. (A), **4** : 17-66.

HAIDUK, M.W. & BICKHAM, J.W. 1982. — Chromosomal Homologies and Evolution of Testudinoid Turtles with Emphasis on the Systematic Placement of *Platysternon*. *Copeia*, **1** : 60-66.

HIRAYAMA, R., 1985. — Cladistic analysis of Batagurine turtles (Batagurinae : Emydidae : Testudinoidea) : a preliminary result. *Studia Geologica Salmanticensia*, vol. espec. 1, *Studia Palaeocheloniologica* 1, F. DE BROIN, E. JIMÉNEZ-FUENTES eds. : 141-157.

HIRAYAMA, R., 1994. — Phylogenetic systematics of chelonioid sea turtles. *The Island Arc*, **3** : 270-284.

Source : MNHN, Paris

HIRAYAMA, R. & CHITOKU, T., 1996. — Family Dermochelyidae (Superfamily Chelonioidea) from the Upper Cretaceous of North Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*, N.S., **184** : 597-622.

HUTCHISON, J.H. & BRAMBLE, D.M., 1981. — Homology of the plastral scales of the Kinosternidae and related Turtles. *Herpetologica*, **37** (2) : 73-85.

IVERSON, J.B., 1992. — *A Revised Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World*. Privately Printed, Richmond, Indiana : 363 pp., cartes.

JIMÉNEZ, E., 1976. — Quelonios fósiles de Venta del Moro (Valencia). *Miscellania Neogena*, **5** : 117-128.

JIMÉNEZ FUENTES, E., 1981. — Primeros Testudinidae (Chelonia) del Vallesiense de los valles de Fuentidueña (Segovia). *Estudios geológicos*, **37** : 359-368.

JIMÉNEZ FUENTES, E., 1985. — *Quelonios fósiles del Astaraciense de Paracuellos del Jarama y de Henares I (Madrid). Geología y paleontología del Terciario continental de la provincia de Madrid*. M.T. ALBERDI coord., Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid ed. : 17-27.

JIMÉNEZ FUENTES, E. & MARTÍN DE JESÚS, S., 1991. — Ejemplares-tipo de Quelonios fósiles españoles. *Revista Española de Paleontología*, **6** (1) : 96-106.

KARL, H.V., 1983. — Eine Schildkröte der Gattung *Geoemyda* Gray, 1834 (s.lat.) (Testudines, Emydidae) aus dem Pliozän der Wetterau (Hassen, BRD). *Zoologische Anzeiger*, **210** (5/6) : 375-380.

KHOSATSKY, L.I., 1946. — Some new Species of the Genus *Clemmys* Ritgen (*Testudines, Reptilia*) from the Pliocene of the Ukraine. *Comptes Rendus (Doklady) de l'Académie des Sciences de l'URSS*, **52**, 7 : 617-620.

KHOSATZKY, L.I. &. MLYNARSKI, M., 1966a. — Fossil Tortoises of the genus *Geoemyda* Gray, 1834 (s.lat.) of Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **11** (13) : 397-421.

KHOZACKIJ, L.I. & REDKOZUBOV, O.I., 1989. — *Tortues néogènes de Moldavie*. « Shtiinca » éd., Kichinev : 94 pp *(en Ukrainien)*.

KHOZATSKY, L.I. & MLYNARSKI, M., 1966b. — *Agrionemys* - nouveau genre de tortues terrestres (Testudinidae). *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences*, II. sér. sc. biol., **14** (2) : 123-125.

KOTSAKIS, T., 1980. — Révision des tortues (Emydidae, Testudinidae, Trionychidae) du Plio-Pléistocène de Valdarno supérieur (Toscane, Italie). *Quaternaria*, **22** : 11-37.

KOTSAKIS, T., 1981. — Gli Anfibi e i Rettili del Pleistocene del Lazio *(Italia Centrale)*. *Geologica Romana*, **20** : 57-67.

KOTSAKIS, T., 1982. — *Les amphibiens et les reptiles du Villafranchien de l'Italie*. Colloque « le Villafranchien méditerranéen », Lille, 9-10 déc. 1982, Univ. Lille éd. : 83-91.

KOTSAKIS, T. & MORI, D., 1981. — Note di Paleoerpetologia piemontese. I. I Cheloni del Messiniano di Santa Vittoria d'Alba (Cuneo). *Rivista Piemontese di Storia Naturale*, **2** : 89-98.

KUHN, O., 1964. - *Testudines. In : Fossilium Catalogus. I : Animalia*, Pars 107, Westphal ed., W. Junk's, Gravenhage : 299 pp.

LAPPARENT DE BROIN, F. DE, LANGE-BADRÉ, B. & DUTRIEUX, M., 1996. — Nouvelles découvertes de tortues dans le Jurassique supérieur du Lot (France) et examen du taxon Plesiochelyidae. *Revue de Paléobiologie*, **15** (2) : 533-570.

LAPPARENT DE BROIN, F. DE & VAN DIJK, P.P., 1999. — Chelonia from the Late Miocene Baynunah Formation, Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates ; Palaeogeographic Implications. *In : Fossil Vertebrates of Arabia*, III, 13, P.J. WHYBROW & A. HILL eds., Yale University Press, New Haven : 136-162.

LARTET, E., 1851. — *Notice sur la colline de Sansan*. J.-A. Portes éd., Auch : 42 pp.

LYDEKKER, R., 1889. — *Catalogue of the Fossil Reptilia in the British Museum (Natural History). Part III, Chelonia*. Trustees of the British Museum (Natural History) eds., London : v-viii, 1-239.

MACAROVICI, N.G., 1930. — Sur une *Testudo bessarabica* Riab. trouvée dans les couches méotiques de Cioburciu (Dép. Tighina-Roumanie). *Bulletin de la Section Scientifique de l'Académie Roumaine*, **1-2** : 26-30.

MACAROVICI, N. & VANCEA, S., 1959. — Sur les restes de la faune de Malusteni de la Moldavie méridionale (R.P. Roumaine). *Annales des Sciences de l'Université de Jassy, 2, Sciences Naturelles*, 6 : 377-386.

MCDOWELL, S.B., 1964. — Partition of the genus *Clemmys* and related problems in the taxonomy of the Aquatic Testudinidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **143** (2) : 239-279.

MEYER, H. VON, 1847. — Mittheilungen an Prof. Bronn « ... Viele Tertiäre Knochen aus Steiermark ». *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde, Briefwechsel*, B : 181-196.

MEYER, H. VON, 1858. — Schildkröten und Saügetiere aus der Braunkohle von Turnau in Steyermark. *Palaeontographica*, **6** : 50-55.

MEYLAN, P.A. & GAFFNEY, E.S., 1989. — The skeletal Morphology of the Cretaceous Cryptodira Turtle, *Adocus*, and the Relationships of the Trionychoidea. *American Museum Novitates*, 2841 : 1-60.

MLYNARSKI, M., 1955. — Zolwie z pliocenu Polski (Tortoises from the Pliocene of Poland). *Acta Geologica Polonica*, **5** (2) : 161-214, Consp. : 46-62.

MLYNARSKI, M., 1959. — *Geoemyda eureia* (Wegner), Testudines, Emydidae, from a new locality in Poland. *Acta Palaeontologica polonica*, **4** : 91-98.

MLYNARSKI, M., 1960. — Pliocene amphibians and reptiles from Rebielice Królewskie (Poland). *Acta zoologica Cracoviensia*, 5 : 131-153.

MLYNARSKI, M., 1962. — Notes on the Amphibian and Reptilien Fauna of the Polish Pliocene and Early Pleistocene. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **7** (11) : 177-194.

Source : MNHN, Paris

MLYNARSKI, M., 1964. — Die jungpliozäne Reptilienfauna von Rebielice Królewskie, Polen. *Senckenbergiana Biologica*, **45** (3-5) : 325-347.

MLYNARSKI, M., 1966a. — Die fossilen Schildkröten in den ungarischen Sammlungen. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **11** (8) : 224-288.

MLYNARSKI, M., 1966b. — Morphology of the shell of *Agrionemys horsfieldii* (Gray, 1844) (Testudines, Reptilia). *Acta Biologica Cracoviensia*, 9 : 219-223.

MLYNARSKI, M., 1969. — Remarks on the fossil Chelonians from Malusteni in Southern Moldavia, Roumanie. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **14** (7) : 151-162.

MLYNARSKI, M., 1976. — *Testudines. In* : *Handbuch der Paläoherpetologie*, G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York : 130 pp.

MLYNARSKI, M., 1978. — Tortoises (Emydidae and Testudinidae) from the Miocene of Przeworno in Silesia (Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia*, **23** (6) : 79-92.

MLYNARSKI, M., 1980a. — Die Schildkröten des Steinheimer Beckens. B. Chelydridae mit einem Nachtrag zu den Testudinoidea. *Palaeontographica*, Supp. Bd **8**, 2 (3) : 1-35.

MLYNARSKI, M., 1980b. — Die Pleistocänen Schildkröten Mittel- und Osteuropas (Bestimmungschlüssel). *Folia Quaternaria*, **52** : 3-43.

MLYNARSKI, M., 1981a. — *Chelydropsis murchisoni* (Bell, 1832) (*Testudines, Chelydridae*) from the Miocene of Przeworno in Silesia (Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia*, **25** (7) : 219-226.

MLYNARSKI, M., 1981b. — Chelydropsinae, the Euroasiatic Fossil Snapping Turtles (Chelydridae). *Chelonologica*, **2** (2) : 57-63.

MLYNARSKI, M., 1985. — Fossils chelonians of Poland. *Studia Geologica Salmanticensia*, vol. espec. 1, *Studia Palaeocheloniologica* I, F. DE BROIN, E. JIMÉNEZ-FUENTES eds. : 189-203.

MLYNARSKI, M. & ROCEK, Z., 1985. — Chelonians (Reptilia, Testudines) from the Lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). *Casopis pro mineralogii a geologii*, 30 (4) : 397-408.

MLYNARSKI, M. & SCHLEICH, H.H., 1980. — Die Schildkrötenarten der jungtertiären Gattung *Clemmydopsis* Boda, 1927 (Emydidae - Batagurinae). *Amphibia-Reptilia*, **1** : 75-85.

MLYNARSKI, M., SZYNDLAR, Z., ESTES, R. & SANCHIZ, B., 1982. — Lower vertebrate fauna from the Miocene of Opole (Poland). *Estudios Geológicos.*, **38** : 103-119.

MLYNARSKI, M., SZYNDLAR, Z., ESTES, R. & SANCHIZ, B., 1984. — Amphibians and Reptiles from the Pliocene locality of Weze II near Działoszyn (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica*, **29** (3-4) : 209-226.

MOODY, R.T.J., 1974. — The taxonomy and morphology of *Puppigerus camperi* (Gray), an Eocene Sea-turtle from Northern Europe. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **25** (3) : 155-186.

PENG, J.H. & BRINKMAN, D.B., 1993. — New material of *Xinjiangchelys* (Reptilia : Testudines) from the Late Jurassic Qigu Formation (Shishugou Group) of the Pingfengshan locality, Junggar basin, Xinjiang. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **30** (10-11) : 2013-2026.

PETERS, K.F., 1868. — Zur Kenntnis der Wirbelthiere aus den Miocenschichten von Eibiswald in Steiermark. I. Die Schildkrötenreste (Auszug). *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, **57** (2) : 72-74.

PETERS, K.F., 1869. — Zur Kenntniss der Wirbelthiere aus den Miocänschichten von Eibiswald in Steiermark. *Denkschriften der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, **29** : 111-124.

PICTET, F.J. & HUMBERT A., 1856. — *Monographie des Chéloniens de la Molasse Suisse*. Matériaux pour la Paléontologie Suisse, J. Kessermann éd., Genève : 71 pp.

PIDOPLISHCHKO, I.G. & TARASHCHUK, V.I., 1960. — Une nouvelle espèce de tortue à grosse tête des sédiments pontiens des environs d'Odessa (en ukrainien). *Academija Nauk Ukrains'koi RSR. Zbirnik prac' zoologichnogo museju*, **29** : 105-110.

POMEL, A. 1847. — Note sur les animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier. *Bulletin de la Société géologique de France*, 2e sér., **4** : 378-385.

POMEL, A. 1853. — *Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le Bassin hydrographique supérieur de la Loire, et surtout dans la vallée de son affluent principal l'Allier. Chéloniens* : 119-123. J.-B. Baillière, Paris, 193 pp.

PRITCHARD, P.C.H., 1979. — *Encyclopedia of Turtles*. T.F.H. Publications, Inc., Neptune, N.J. : 1-895.

RIABININ, A.N., 1915-1918. — Sur les tortues des dépôts méotiens de Bessarabie. *Trudy Geologiceskogo i mineralogiceskogo Muzeja imeni Petra Velikago Imperatorskoj akademii nauk (St Petersburg)*, **1** : 1-16 (en russe).

ROGER, O., 1902. — Wirbelthierreste aus dem Obermiocän der bayerisch-schwäbischen Hochebene. *Bericht der Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben Neuburg in Augsburg*, **35**, IV Theil : 1-63.

ROSET, J.P., BROIN, F. DE, FAURE, M., GAYET, M., GUERIN, C. & MOUCHET, F., 1990. — La faune de Tin Ouaffadene et d'Adrar Bous 10, deux gisements archéologiques de l'Holocène ancien au Niger nord-oriental. *Géodynamique*, **5** (1) : 67-89.

SCHLEICH, H.H., 1981. — Jungtertiäre Schildkröten Süddeutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **48** : 1-372.

SCHLEICH, H.H., 1982. — Jungtertiäre Schildkrötenreste aus der Sammlung des Naturwissenschaftlichen Museums der Stadt Augsburg. *Berichte des Naturwissenschaftliche Vereins für Schwaben e. V.*, **86** (3/4) : 42-91.

SCHLEICH, H.H., 1984. — Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 1. Schildkröten aus dem Jungtertiär Süddeutschlands. *Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Niederbayern*, **30** : 63-93.

Source : MNHN, Paris

SCHLEICH, H.H., 1985. — Neogene Testudines of Germany. Their stratigraphic and ecological evaluation. *Studia Geologica Salmanticensia*, vol. espec. 1, *Studia Palaeocheloniologica* I, F. DE BROIN, E. JIMÉNEZ-FUENTES eds. : 249-267.

STAESCHE, K., 1931. — Die Schildkröten des Steinheimer Beckens. A. Testudinidae. *Palaeontographica*, supp. Bd **8**, 2 : 1-17.

SUKHANOV, V.B. & NARMANDAKH, P., 1974. — New Early Cretaceous Turtle from Continental Deposits of the Northern Gobi. *Faunes et Biostratigraphie du Mésozoïque et du Cénozoïque de Mongolie, éd. Nauka, Moscou* : 192-220 (en russe).

SUKHANOV, V.B. & NARMANDAKH, P., 1976. — Paleocene Turtles from Mongolia *In* : KRAMARENKO, N.N. *et al.* eds : *Faunes et Biostratigraphie du Mésozoïque et du Cénozoïque de Mongolie, éd. Nauka, Moscou* : 107-133 (en russe).

TARASHCHUK, V.I., 1971. — Turtles of Neogene and Anthropogen Deposits in the Ukraine. Communication I. Platysternidae Family (en russe). *Vésteik Zoologii*, **2** : 56-62.

THENIUS, E. 1952. — Die Schildkröten (Testudinata) aus dem Unterpliocän von Brunn-Vösendorf bei Wien. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **7** : 318-334.

WEGNER, R.N., 1913. — Tertiär und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien). *Palaeontographica*, **60** : 175-274.

WERMUTH, H. & MERTENS, R., 1977. — Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. *In* : R. MERTENS, W. HENNIG & H. WERMUTH. *Das Tierreich*, 100 : I-XXVII, 1-74, Walter de Gruyter, Berlin-New York.

WILLIAMS, E.E., 1954. — *Clemmydopsis* Boda, a valid Lineage of Emydine Turtles from the European Tertiary. *Breviora*, **28** : 9 pp.

YASUKAWA, Y., OTA, H. & HIKIDA, T., 1992. — Taxonomic Re-evaluation of the Two Subspecies of *Geoemyda spengleri* (Gmelin, 1789) (Reptilia : Emydidae). *Japanese Journal of Herpetology*, **14** (3) : 143-159.

ZANGERL, R., 1948-1953. — The Vertebrate Fauna of the Selma Formation of Alabama. *Fieldiana, Geological Memories*, **3**, (1-4) : 277 pp.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

12

Les Squamates (Reptilia) du Miocène moyen de Sansan

Marc AUGÉ & Jean-Claude RAGE

Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire de paléontologie, UMR 8569 du CNRS
8, rue Buffon, F-75005 Paris

RÉSUMÉ

Sansan (MN 6, Astaracien, Miocène moyen) a fourni la faune de Squamates la plus riche et la plus diversifiée parmi celles qui ont été décrites. Elle comprend au moins 26 espèces (11 espèces de lézards, 2 d'amphisbaenes, 13 de serpents) correspondant à un minimum de 9 familles. La plupart des espèces décrites au XIX^{e} siècle sont considérées comme des *nomina dubia* et l'une d'entre elles est un *nomen nudum*. Toutefois, quatre des « anciennes » espèces sont revalidées ou reconnues valides ; il s'agit de *Lacerta sansaniensis*, *Anguis laurillardi*, *Coluber sansaniensis* et *Tamnophis pouchetii* qui sont attribuées respectivement aux genres *Edlartetia* nov. gen., *Pseudopus*, *Natrix* et *Coluber*. En dehors du nouveau genre *Edlartetia* (? Lacertidae), deux autres nouveaux taxa sont créés : *Neonatrix natricoides* nov. sp. et *Vipera aegertica* nov. sp. Plusieurs genres de serpents témoignent d'affinités avec la faune nord-américaine. Deux lézards, un possible Lacertidé et un Anguidé, présentent des caractères dentaires convergents et uniques pour ces familles. Les travaux concernant les Squamates étant relativement rares dans le Néogène européen, les fossiles de Sansan n'apportent pas de données stratigraphiques précises ; toutefois, ces fossiles montrent globalement un net caractère miocène. Les Agamidae, Varanidae, Scolecophidia et les Elapidae du groupe *Naja*, composants habituels des faunes miocènes, sont absents à Sansan, pour des raisons vraisemblablement liées au paléoenvironnement. L'abondance des « natricinés » s'accorde bien avec un environnement comprenant une étendue d'eau.

ABSTRACT

Squamates (Reptilia) from the middle Miocene of Sansan.

The middle Miocene of Sansan has yielded the richest and most taxonomically diverse fauna of Squamates among described faunas. Sansan (Southwestern France) represents the early Astaracian European Mammal age (MN 6 Neogene Mammal unit) which is equated with the early Serravallian marine stage and which is approximately equivalent to the early Barstovian North American Mammal age. The locality includes more than 26 species which represent at least 9 families (at least 4 families of lizards, 1 of amphisbaenians, and 4 of snakes). Most of the species formerly named in this locality are considered *nomina dubia* (the lizards *Lacerta ponsortiana*, *L. bifidentata*, *L. philippiana*, *L. ambigua*, *Anguis bibronianus*, *A. acutidentatus*, and the snake *Scaptophis miocenicus*, which is probably an undeterminable Recent colubrid). *Vipera sansaniensis* is regarded as a *nomen nudum*. However, some species described in the nineteenth century are considered valid : *Lacerta sansaniensis* (transferred to *Edlartetia* nov. gen.),

AUGÉ, M. & RAGE, J.-C., 2000. — Les Squamates (Reptilia) du Miocène moyen de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 263-313. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

Anguis laurillardi, *Coluber sansaniensis* and *Tamnophis pouchetii* (respectively transferred to the recent genera *Pseudopus*, *Natrix* and *Coluber*). Apart from the new lacertilian genus *Edlartetia*, other new taxa are *Neonatrix natricoides* nov. sp. and *Vipera aegertica* nov. sp. The fauna consists of the following taxa : Gekkonidae gen. and sp. undetermined, *Amblyolacerta* sp., *Lacerta* sp. 1 and sp. 2 (Lacertidae), *Edlartetia sansaniensis* (? Lacertidae), Scincid sp. 1 and sp. 2 (? Scincidae), *Pseudopus laurillardi*, *Ophisaurus* sp. 1 and sp. 2 (Anguidae), Anguimorpha *incertae sedis* gen. and sp. undetermined, *Blanus* sp., amphisbaenid gen. and sp. undetermined (Amphisbaenidae), *Albaneryx depereti* (Boidae), *Natrix sansaniensis*, *Natrix* aff. *N. longivertebrata*, *Palaeonatrix* aff. *P. lehmani*, *Neonatrix natricoides* nov. sp., *Neonatrix europaea*, *Coluber pouchetii*, *Coluber* aff. *C. pouchetii*, *Elaphe* sp., *Paleoheterodon arcuatus*, *Texasophis meini* (Colubridae), *Micrurus gallicus* (Elapidae), *Vipera aegertica* nov. sp., *Vipera* sp. (Viperidae). Studies dealing with neogene Squamates being comparatively rare in Europe, the fauna from Sansan cannot provide precise stratigraphic information, more especially as 8 species are presently known only at Sansan. However, the fauna shows a marked Miocene pattern. Only extinct species are present. The teeth of two lizards (*Edlartetia sansaniensis* and *Ophisaurus* sp. 2) are peculiar. They are constricted below their apex which is unique in their respective families (apparently Lacertidae for *E. sansaniensis*, and Anguidae for *Ophisaurus* sp. 2). The causes of this convergence, at a single locality, are unknown. Several snakes (*Neonatrix*, *Paleoheterodon*, *Texasophis*, *Micrurus* and *Albaneryx*) display North American affinities. Agamidae, Varanidae, Scolecophidia and Elapidae of the *Naja* group are absent. These taxa are frequent in older and younger Miocene levels in France and Europe. Their absence at Sansan probably results from an unknown palaeoecological cause. The « natricine » snakes represent more than 74 % of the snake specimens (about half the snake species) ; such an abundance of « natricine » snakes is consistent with the presence of quiet water (lake or marsh). Remark : the manuscript was handed over to the editor in 1992. It was possible to make a few additions in 1994.

INTRODUCTION

Une très riche faune de squamates provient du Miocène moyen de Sansan, gisement du sud-ouest de la France (Gers). Classiquement attribué à l'Helvétien moyen (GINSBURG, 1972), c'est-à-dire au Serravallien inférieur, Sansan correspond à l'Astaracien inférieur en stratigraphie continentale, plus précisément à la zone MN 6 (MEIN, 1976 ; BRUIJN *et al.*, 1992) ; il s'agit approximativement du Barstovien inférieur de la stratigraphie continentale nord-américaine.

LARTET (1851) avait reconnu et nommé dix espèces de squamates à Sansan (huit espèces de lézards et deux de serpents). Ce n'est que plus d'un siècle plus tard que des squamates du gisement ont fait l'objet d'un nouveau travail, HOFFSTETTER & RAGE (1972) en étudiant les Erycinae (serpents) à l'occasion d'une revue de cette sous-famille. Deux couleuvres ont été ensuite réétudiées (RAGE, 1981), puis toutes les espèces citées dans le gisement ont été révisées dans deux traités concernant les lézards et les amphisbaenes (ESTES, 1983) et les serpents (RAGE, 1984). Peu de travaux ont donc porté sur les squamates de Sansan. Ces fossiles représentent pourtant l'une des faunes les plus riches du Néogène. Il s'agit même, maintenant, de la faune de squamates fossiles la plus riche et la plus diversifiée parmi celles qui ont été publiées, quel que soit l'âge géologique.

Dans le présent travail, certaines espèces sont précédées de l'abréviation « aff. ». Elle signifie que le fossile correspond, dans l'ensemble, à l'espèce en question, mais qu'il s'en distingue quelque peu par des caractères dont la signification reste inconnue ; ce fossile pourrait appartenir à l'espèce, dont il serait alors un variant, ou représenter une espèce distincte mais très proche (voir RAGE & HOSSINI, ce volume).

Les âges géologiques cités sont indiqués de façon aussi précise que possible à l'aide des zones, « MP » pour le Paléogène (SCHMIDT-KITTLER, 1987), « MN » pour le Néogène (MEIN, 1976 ; BRUIJN *et al.*, 1992).

Les principaux termes anatomiques utilisés sont définis dans la figure 1.

Le matériel utilisé dans cette étude est déposé au laboratoire de paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Enfin, la localisation des types des espèces présentes à Sansan est signalée. Les institutions qui hébergent ces types sont désignées par les sigles suivants : ISiEZ, Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierzat, Polska Akademia Nauk, Cracovie ; KPUK, Katedra Paleontologie, Prirodovedecká Fakulta, University Karlovy, Prague ; MNHN, Laboratoire de paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; UCBL, Centre des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard, Lyon.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

LACERTILIA Owen, 1842

À Sansan, LARTET (1851) avait nommé huit espèces de lézards qu'il attribuait, parfois avec doute, à deux genres, *Lacerta* et *Anguis* : *Lacerta sansaniensis*, *L. ponsortiana*, *L. bifidentata*, *L. philippiana*, *L. ? ambigua*, *Anguis ? laurillardi*, *A. ? bibronianus* et *A. ? acutidentatus*. Depuis, aucun nouveau taxon de lézard n'avait été décrit dans le gisement. ESTES (1983), considérant que les descriptions originales sont insuffisantes, que les spécimens ne sont pas figurés et sont perdus, a fait de toutes ces espèces des *nomina dubia*, tout en mettant en doute l'attribution générique, voire familiale, de certaines d'entre elles.

Cependant, les descriptions de LARTET, quoique effectivement trop succintes, permettent de reconnaître deux de ces espèces parmi les fossiles du gisement. Ces deux espèces sont revalidées ; il s'agit de *Lacerta sansaniensis*, attribué à un nouveau genre, et *Anguis laurillardi*, rapporté au genre actuel *Pseudopus* (voir ci-dessous). Les autres espèces de LARTET sont, ici, considérées comme des *nomina dubia*.

Famille GEKKONIDAE Gray, 1825

Les Gekkonidae comprennent actuellement un peu plus de 80 genres (environ 650 espèces) dans l'hémisphère sud et dans les régions chaudes de l'hémisphère nord. Ce sont des lézards généralement petits, terrestres ou arboricoles. Le plus ancien Gekkonidé provient de l'Albien/Aptien de Mongolie (*Hoburogekko suchanovi* Alifanov, 1989). D'autre part, des coquilles d'œufs du « type gekkonidé » ont été trouvées dans le Jurassique supérieur du Portugal ; mais l'auteur (KOHRING, 1991) n'en conclut pas que la famille elle-même était présente.

Les principaux caractères ostéologiques sont les suivants : arc postorbitaire et arc temporal supérieur absents, frontaux fusionnés, processus descendants des frontaux se rejoignant et fusionnant ventralement, encoche trigéminale formant un foramen dans le prootique, carré grand et étalé, dents ptérygoïdes et palatines absentes, dentaire entourant le *sulcus meckeli*, nombre de dents élevé sur le dentaire, vertèbres amphicoeles ou procoeles.

Cette famille est connue dans le Miocène européen avec les genres *Gerandogekko* Hoffstetter, 1946 (Miocène inférieur et moyen français) et *Palaeogekko* Schleich, 1987 (Miocène moyen d'Allemagne). En outre le genre actuel *Phyllodactylus* Gray, 1828 a été signalé dans le Miocène moyen de Slovaquie (ESTES, 1969). LARTET (1851) n'avait pas signalé la famille à Sansan, mais on peut penser que son *Lacerta ? ambigua* correspond en fait à un Gekkonidé d'après la description qu'il en a donnée (« ... autre, dents régulièrement coniques, adhérant, comme dans les lézards, au bord interne de la mâchoire ; mais il n'y a point dans l'os dentaire de coulisse pour l'insertion de l'operculaire »). L'absence d'« insertion de l'operculaire » indique certainement que la paroi du dentaire se refermait sur le *sulcus meckeli*, caractère présent chez les Gekkonidae.

Les restes de Sansan consistent en dentaires et en vertèbres ; ces os, bien que caractéristiques des Gekkonidae, ont une morphologie assez uniforme à l'intérieur de la famille et ne permettent pas de comparaisons entre les différents genres.

Source : MNHN, Paris

GEKKONIDAE indéterminés

MATÉRIEL. — 17 os des mâchoires, dentaires ou maxillaires (Sa 23577, Sa 23580), 34 vertèbres dorsales (Sa 23578, Sa 23581), 4 vertèbres caudales (Sa 23579).

DESCRIPTION. — Aucun dentaire disponible n'est complet. Le style de ces pièces est typique des gekkos avec une forme générale très grêle et effilée vers l'avant. Mésialement, le dentaire se referme autour du *sulcus meckeli* jusqu'à la symphyse. Le plateau dentaire, horizontal, se creuse en une sorte de gouttière à la base des dents. Celles-ci sont caractéristiques, pleurodontes, serrées, cylindriques et droites, sans cuspides. Le nombre total d'emplacements dentaires ne peut être estimé.

Les vertèbres dorsales sont assez hautes et plus ou moins allongées suivant leur position sur l'axe vertébral. La neurépine s'élève peu ; elle forme un relief arrondi à l'arrière de l'arc neural et se prolonge antérieurement par une lame qui s'abaisse régulièrement vers l'avant. L'arc neural est très échancré entre les prézygapophyses. En vue latérale, les synapophyses sont assez courtes (et même punctiformes sur certaines vertèbres), d'orientation postéro-dorsale à antéro-ventrale, et situées près de la face ventrale de la vertèbre. La face ventrale du centrum s'arque dorsalement. Elle possède deux foramens subcentraux ; sur certaines vertèbres apparaît une ébauche de carène sagittale, mais sur la plupart cette face ventrale reste lisse et régulièrement convexe.

COMMENTAIRES. — Les dentaires et les vertèbres de Sansan montrent une morphologie banale de Gekkonidae. Ces fossiles ne permettent pas d'effectuer de comparaisons avec les taxa déjà décrits. D'ailleurs, HOFFSTETTER (1946) admettait lui aussi, dans sa description des Gekkonidae fossiles, que les pièces généralement conservées n'offrent pas de caractères diagnostiques dans la famille. Il admettait, par exemple, que le genre *Gerandogekko* qu'il créait pourrait tomber en synonymie avec l'un des genres actuels. Nous signalons donc simplement la présence de la famille à Sansan.

Famille LACERTIDAE Bonaparte, 1831

Les Lacertidae constituent une famille qui comprend actuellement un peu plus de 200 espèces distribuées uniquement dans l'Ancien Monde (Europe, Asie, Afrique, mais pas Madagascar). Ce sont des lézards généralement terrestres qui se nourrissent essentiellement d'invertébrés, quelques-uns étant en partie herbivores. Les Lacertidae sont connus avec certitude depuis la base de l'Éocène en Belgique (Dormaal, MP 7, Sparnacien) avec le genre *Plesiolacerta* Hoffstetter, 1942 (HECHT & HOFFSTETTER, 1962 ; GODINOT *et al.*, 1978) ; cependant, ils ont été cités avec doute dans le Paléocène moyen ou supérieur en Allemagne (RAGE & AUGÉ, 1993).

Les principaux caractères ostéologiques suivants permettent de distinguer la famille : fosse temporale supérieure recouverte au moins partiellement par le postfrontal, pariétal s'étendant postérieurement et à processus supratemporaux courts, lames latéro-ventrales du pariétal absentes, ossifications palpébrales présentes, foramen vidien postérieur s'ouvrant dans la suture basisphénoïde/prootique, ostéodermes céphaliques présents (ESTES *et al.*, 1988).

Plusieurs Lacertidae existent à Sansan ; LARTET (1851) en avait d'ailleurs reconnu 5 espèces, toutes attribuées au genre *Lacerta* : *L. sansaniensis*, *L. ponsortiana*, *L. bifidentata*, *L. philippiana* et *L.* ? *ambigua*. Le matériel original est perdu, ou non identifié, et les descriptions de LARTET sont très succintes. ESTES (1983) les a toutes considérées comme des *nomina dubia*. Cependant, comme nous le verrons, la description de l'une d'entre elles, *L. sansaniensis*, est suffisante pour permettre l'identification de l'espèce dans le matériel de Sansan ; elle est revalidée et rapportée à un nouveau genre dont l'attribution aux Lacertidae est douteuse. Les quatre autres espèces restent des *nomina dubia*. En réalité, trois Lacertidae certains sont présents à Sansan (*Amblyolacerta* sp. et deux *Lacerta* sp.).

Source : MNHN, Paris

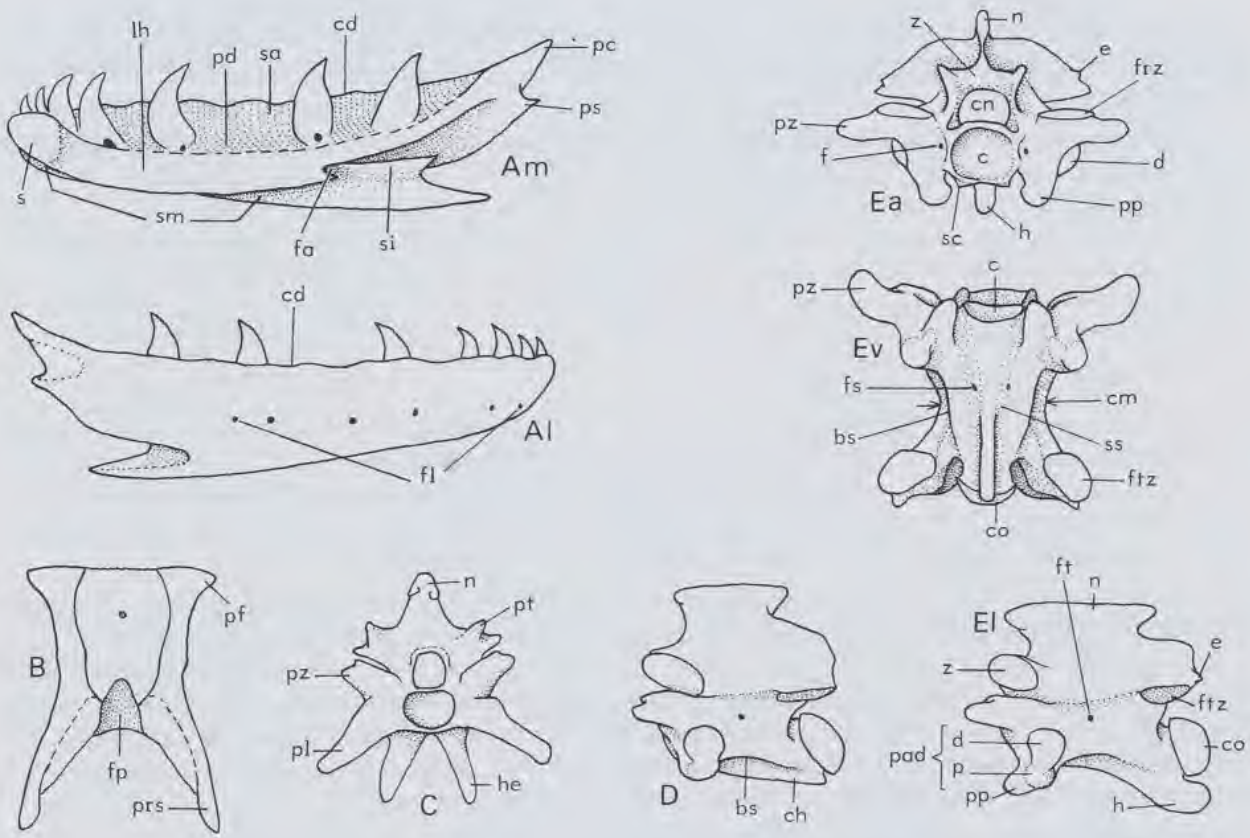


FIG. 1. — Principaux termes anatomiques utilisés. A : dentaire de lézard, *Ophisaurus* (Am : face mésiale, Al : face latérale). B : pariétal de lézard, face ventrale. C : vertèbre de serpent à ptérapophyses (caudale d'Erycinè), face antérieure. D : vertèbre de serpent sans hypapophyse, face latérale. E : vertèbre de serpent à hypapophyse (Ea : face antérieure, El : face latérale, Ev : face ventrale).

bs : bords subcentraux ; c : cotyle ; cd : crête dentaire ; ch : carène hémale ; cm : constriction médiane ; cn : canal neural ; co : condyle ; d : diapophyse ; e : épine épizygapophysaire ; f : foramen paracotylien ; fa : foramen alvéolaire antéro-inférieur ; fl : foramens labiaux ; fp : fosse pariétale ; frz : facette articulaire de la prézygapophyse ; fs : foramen subcentral ; ft : foramen latéral ; ftz : facette articulaire de la postzygapophyse ; h : hypapophyse ; he : hémapophyse ; lh : lame horizontale ; n : neurépine ; p : parapophyse ; pad : paradiapophyse ; pc : processus coronoïde ; pd : plateau dentaire ; pf : processus préfrontal ; pl : pleurapophyse ; pp : processus parapophysaire ; prs : processus supraoccipital ; ps : processus supraangulaire ; pt : ptérapophyse ; pz : processus prézygapophysaire ; s : symphyse ; sa : surface alvéolaire ; sc : protubérance sous-cotylaire ; si : septum intramandibulaire ; sm : *sulcus meckeli* ; ss : sillon subcentraux ; z : zygosphène.

FIG. 1. — Main anatomical terms. A : dentary of a lizard, Ophisaurus *(Am : medial view, Al : lateral view). B : parietal of a lizard, ventral view. C : snake vertebra with pterapophyses (caudal vertebra of an Erycinae), anterior view. D : snake vertebra without a hypapophysis, lateral view. E : snake vertebra with a hypapophysis (Ea : anterior view, El : lateral view, Ev : ventral view).*

bs : subcentral ridge ; c : cotyle ; cd : dental crest ; ch : hemal keel ; cm : median constriction ; cn : neural canal ; co : condyle ; d : diapophysis ; e : epizygapophyseal spine ; f : paracotylar foramina ; fa : anterior inferior alveolar foramen ; fl : labial foramina ; fp : parietal fossa ; frz : prezygapophyseal articular facet ; fs : subcentral foramen ; ft : lateral foramen ; ftz : postzygapophyseal articular facet ; h : hypapophysis ; he : hemapophysis ; lh : subdental shelf ; n : neural spine ; p : parapophysis ; pad : paradiapophysis ; pc : coronoid process ; pd : dental plate ; pf : prefrontal process ; pl : pleurapophysis ; pp : parapophyseal process ; prs : supraoccipital process ; ps : supraangular process ; pt : pterapophysis ; pz : prezygapophyseal process ; s : symphysis ; sa : alveolar surface ; sc : subcotylar protuberance ; si : intramandibular septum ; sm : suleus meckeli ; *ss : subcentral groove ; z : zygosphene.*

Source : MNHN, Paris

Genre *AMBLYOLACERTA* Rocek, 1984

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Lacertidé dont les dents ont toutes un sommet émoussé, sans cuspides. Les dernières dents s'élargissent modérément ; sur la dent la plus large, le rapport hauteur/largeur de la dent est égal à 2. Ce rapport ne dépasse pas 1, ou est même inférieur, chez *Pseudeumes* et *Dracaenosaurus* de l'Oligocène.

ESPÈCE-TYPE (seule espèce connue). — *Amblyolacerta dolnicensis* Rocek, 1984. Dolnice, République tchèque ; Orléanien (MN 4), Miocène inférieur.

Amblyolacerta sp.

Fig. 2

MATÉRIEL. — 1 dentaire gauche (Sa 23582).

DESCRIPTION. — On reconnaît sur ce dentaire les traits typiques des Lacertidae. Le *sulcus meckeli* est largement ouvert et se rétrécit graduellement jusqu'à la symphyse où il conserve une exposition ventro-mésiale (mais chez les actuels *Lacerta* et *Podarcis* il n'est plus exposé que ventralement). Bord ventral du dentaire, lame horizontale et rangée dentaire présentent une convexité orientée ventralement ; la lame horizontale, large à l'avant, s'amincit régulièrement vers l'arrière.

La dentition montre des caractères originaux. Il existe 20 positions dentaires, mais la rangée dentaire n'est pas complète. Les dents antérieures sont petites, inclinées antérieurement, à sommet obtus et sans cuspides. Elles s'élargissent à partir de la onzième position dentaire ; les seizième et dix-septième dents sont les plus larges, mais elles n'atteignent pas la très grande largeur de celles de *Dracaenosaurus* Pomel, 1846, ni même de *Pseudeumeces* Hoffstetter, 1944, deux Lacertidae de l'Oligocène français (AUGÉ, 1986 ; RAGE, 1987a). Le rapport hauteur/largeur de la dent la plus large est de 2. Aucune dent ne possède de cuspide, leur apex reste arrondi et dépasse peu la crête dentaire.

COMMENTAIRES. — ROCEK (1984) a créé le genre *Amblyolacerta*, pour l'espèce *A. dolnicensis*, à partir de restes de mâchoires du Miocène inférieur (Orléanien, MN 4) de Dolnice (République tchèque). La plupart des caractères diagnostiques se localisent sur la partie postérieure du dentaire et ne peuvent donc pas être comparés avec le fossile de Sansan sur lequel cette partie manque. Malgré tout, la présence de dents élargies chez ces deux Lacertidae suffit à les rapprocher. De plus, le rapport hauteur/largeur de la dent la plus large est identique sur les formes de Sansan et de Dolnice. Selon ESTES & WILLIAMS (1984), aucun Lacertidé actuel ne possède de dents élargies (de type molariforme, ou amblyodonte ; HOFFSTETTER, 1942). Il existe cependant d'autres Lacertidae, tous fossiles, à dentition amblyodonte. ROCEK (1984) a ainsi comparé *Amblyolacerta* avec *Pseudeumeces* (Oligocène moyen et supérieur) et *Dracaenosaurus* (Oligocène supérieur). Ces deux formes ont des dents plus massives que *Amblyolacerta* ; en effet, chez *Pseudeumeces*, le moins amblyodonte de ces deux Lacertidae oligocènes, le rapport hauteur/largeur de la dent la plus large atteint 1. Corrélativement, on compte aussi beaucoup plus de dents chez *Amblyolacerta* (au moins celui de Sansan) que chez *Pseudeumeces* (13 dents en moyenne). Ces différences sont encore plus fortes quand on compare *Amblyolacerta* avec *Dracaenosaurus* qui ne possède, en moyenne, que 6 dents.

L'Oligocène des phosphorites du Quercy a fourni une forme de Lacertidae qui rappelle beaucoup plus étroitement *Amblyolacerta* que les genres déjà cités, *Pseudeumeces* et *Dracaenosaurus*. Cette forme oligocène n'a pas reçu de nom et a simplement été désignée comme « forme intermédiaire » (AUGÉ, 1986). Son dentaire a aussi des dents postérieures modérément élargies ; ce fossile semble établir une transition morphologique entre *Lacerta filholi* (Oligocène inférieur à supérieur ; AUGÉ, 1988), à dents non élargies, et *Pseudeumeces cadurcensis*. Le dentaire de Sansan montre quelques différences avec cette « forme intermédiaire » de l'Oligocène. Chez cette dernière, les premières dents portent des cuspides et le nombre

Source : MNHN, Paris

de dents n'excède pas 18 alors qu'il dépasse 20 sur le fossile de Sansan ; de plus, à Sansan les dents moyennes et postérieures sont verticales ou légèrement inclinées antérieurement alors que l'inclinaison est assez irrégulière sur les dentaires de l'Oligocène du Quercy.

Le dentaire de Sansan se rapproche donc surtout *d'Amblyolacerta*, genre auquel il est attribué. Le matériel disponible ne permet pas d'effectuer des comparaisons au niveau spécifique et on ne peut pas établir s'il s'agit de la même espèce qu'à Dolnice. Par contre, on peut retenir la proposition de ROCEK (1984) qui suppose l'existence d'une lignée de Lacertidae à dents élargies dans l'Oligocène et le Miocène européens ; elle comprend la « forme intermédiaire » du Quercy, *Pseudeumeces*, *Dracaenosaurus* et *Amblyolacerta*. Cette lignée se rencontre de l'Oligocène inférieur au Miocène moyen.

Amblyolacerta sp. de Sansan, pourrait correspondre soit à *L. ponsortiana* Lartet, 1851, décrit comme « autre espèce, plus grande, à dents coniques, légèrement arquées et nombreuses », soit à *L. philippiana* Lartet, 1851, « dont les dents antérieures, un peu crochues, n'ont qu'une seule pointe ; les postérieures sont courtes et obtuses ». Mais il n'existe aucune certitude et ces deux espèces de LARTET restent des *nomina dubia*. Ajoutons que *Amblyolacerta* est le plus grand des trois Lacertidae de Sansan.

Genre ***LACERTA*** Linné, 1758

Lacerta sp. 1 et ***Lacerta*** sp. 2

Fig. 3

MATÉRIEL. — *Lacerta* sp. 1 : 265 dentaires (Sa 23583 à Sa 23586). *Lacerta* sp. 2 : 54 dentaires (Sa 23587 à Sa 23590).

DESCRIPTION. — Malgré le nombre important de dentaires disponibles, rares sont ceux qui demeurent entiers. Tous possèdent un *sulcus meckeli* largement ouvert postérieurement et qui se rétrécit à l'avant où il s'ouvre toujours ventro-mésialement (avec une dominante mésiale semble-t-il). Il existe un petit coin plafonnant la terminaison postérieure du *sulcus meckeli*. Dans la partie postérieure de la face labiale, la surface d'insertion du coronoïde atteint l'avant-dernière position dentaire. Sept foramens labiaux s'ouvrent sur cette même face, dont deux très proches de l'extrémité antérieure. Ce nombre de foramens ne semble pas constituer un bon caractère diagnostique (FEJÉRVÁRY-LÁNGH, 1923). Le nombre de dents est difficile à estimer mais il semble compris entre 17 et 22. Les dents sont typiquement pleurodontes, bicuspides, presque toutes verticales et régulièrement disposées. Les dents antérieures s'inclinent vers l'avant. Les dents 4 à 10 ont un apex asymétrique, déporté vers l'arrière ; les autres sont plus ou moins bicuspides, parfois très nettement et les dernières peuvent présenter une ébauche de troisième cuspide. Les dents dépassent la crête dentaire sur 2/5 de leur hauteur.

La morphologie n'est pas vraiment homogène. Les variations concernent le bord ventral habituellement formé d'une lame mince, mais qui peut s'épaissir et s'incurver mésialement (variation qui semble assez commune chez les Lacertidae), la surface d'insertion du coronoïde qui atteint la dernière ou l'avant-dernière dent, l'épaisseur verticale maximale de la lame horizontale et, enfin, la terminaison de cette lame qui se situe le plus souvent sous la dernière dent mais qui se termine avant sur quelques uns des dentaires, lesquels se trouvent aussi être les plus grands (Fig. 3). Remarquons que ROCEK (1984) attache une grande importance à ce dernier caractère.

COMMENTAIRES. - Il faut avant tout savoir si une ou plusieurs formes sont représentées dans ce lot de dentaires. La longueur de la majorité d'entre eux est comprise entre 5 et 6 mm, mais une cinquantaine de spécimens s'écarte sensiblement de ces valeurs puisqu'ils atteignent presque 10 mm (Fig. 3). Or ces derniers présentent aussi une particularité de la terminaison postérieure de la lame horizontale (voir ci-dessus). On peut donc penser que, en dehors de *Amblyolacerta*, deux formes de Lacertidae que l'on a simplement désignées ici comme *Lacerta* sp. 1 (la petite forme) et *Lacerta* sp. 2 (la grande forme, fig. 3), sont représentées à Sansan. Cette situation n'est pas sans rappeler l'actuelle faune européenne où

Source : MNHN, Paris

coexistent d'assez grands Lacertidae (appartenant au genre *Lacerta*) et des espèces nettement plus petites appartenant à *Lacerta* ou *Podarcis*. Les caractères du dentaire ne permettent malheureusement pas de distinguer ces deux genres actuels qui, il y a quelques années, n'en formaient qu'un seul (*Lacerta*) (ARNOLD, 1973 ; ARNOLD & BURTON, 1978).

Ces *Lacerta* sp. de Sansan diffèrent de *Lacerta filholi* Augé, 1988 de l'Oligocène français (AUGÉ, 1988) qui a des dents tricuspides. Il existe aussi des *Lacerta* dans le Miocène inférieur français (Poncenat et Vieux-Collonges) (AUGÉ, 1988), mais leurs dentaires sont en moyenne plus grands que ceux de Sansan (longueur de 9 mm en moyenne), leurs dents antérieures se recourbent vers l'arrière, antérieurement leur *sulcus meckeli* ne s'ouvre que ventralement et la convexité ventrale du dentaire est beaucoup plus marquée. On ne peut donc retenir une identité spécifique entre ces Lacertidae du Miocène inférieur français et ceux de Sansan. En revanche, la petite forme de Sansan s'accorde bien avec un Lacertidé du Miocène inférieur de Dolnice (République tchèque), cité lui aussi comme *Lacerta* sp. (ROCEK, 1984).

LACERTIDAE indéterminables

MATÉRIEL. — 1 jugal (Sa 23592), 116 vertèbres (Sa 23591, Sa 23593), 19 ceintures pelviennes (Sa 23594).

? LACERTIDAE Bonaparte, 1831

Genre ***EDLARTETIA*** nov. gen.

DIAGNOSE. — Celle de l'espèce-type et unique espèce connue.

ESPÈCE-TYPE. — *Lacerta sansaniensis* Lartet, 1851. Sansan, Gers, France ; Astaracien (MN 6), Miocène moyen.

DERIVATIO NOMINIS. — De Édouard LARTET qui, le premier, a fait connaître les lézards de Sansan.

Edlartetia sansaniensis (Lartet, 1851)

Fig. 4, 5 et 6

Lacerta sansaniensis Lartet, 1851 : 39. — GERVAIS, 1859 : 455.
Lacerta sansaniensis, *nomen dubium* : ESTES, 1983 : 99.

Diagnose. — Lézard à dentaire grêle, dont le bord ventral ne s'arque que très faiblement ventralement. La lame horizontale ne s'épaissit pas beaucoup antérieurement. Les dents portent souvent deux cuspides et certaines sont étranglées avant leur apex. Il n'y a pas de terminaison en coin plafonnant la partie postérieure du *sulcus meckeli*. Ces deux derniers caractères différencient *E. sansaniensis* de tous les Lacertidae actuels et fossiles connus.

NÉOTYPE (désigné ici). — Un dentaire droit incomplet (MNHN, Sa 23595). Sansan, Gers, France ; Astaracien (MN 6), Miocène moyen.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *Edlartetia sansaniensis* n'est connu qu'à Sansan.

MATÉRIEL. — Le néotype (Sa 23595) et 7 dentaires (Sa 23596 à Sa 23599).

DESCRIPTION DU NÉOTYPE. — Le dentaire possède un bord ventral peu convexe ventralement. Le *sulcus meckeli* s'élargit régulièrement de l'avant vers l'arrière. Il tend à ne s'ouvrir que ventralement au niveau de la symphyse. La rangée dentaire et la lame horizontale s'arquent faiblement ventralement. Sur la face latérale s'ouvrent six foramens labiaux et la facette pour le coronoïde s'étend jusqu'à la dernière position dentaire. Sur la face mésiale, il n'existe apparemment aucune trace de la terminaison en coin

Source : MNHN, Paris

plafonnant le *sulcus meckeli* postérieurement, caractéristique des Lacertidae d'après ROCEK (1984). Il existe 18 emplacements dentaires. Les dents sont pleurodontes, cylindriques et assez irrégulièrement inclinées. Certaines dents montrent un léger étranglement avant leur apex ; ce dernier porte le plus souvent deux cuspides, l'une étant haute et centrale.

VARIATIONS. — Elles concernent surtout l'apex des dents et elles apparaissent aussi bien sur une même rangée dentaire qu'entre les dentitions d'individus différents. Dans sa forme la plus typique (Fig. 4, 5, 6), l'apex est précédé par un rétrécissement de la dent qui s'élargit à nouveau pour se terminer par deux cuspides inégales et plus ou moins prononcées. L'étranglement situé avant l'apex est plus ou moins marqué, il disparaît même sur certaines dents. Il peut aussi être inégal sur les bords antérieur et postérieur d'une même dent. La position et la forme des cuspides sont aussi variables ; les dents qui possèdent un étranglement prononcé montrent une tendance à la formation de trois cuspides.

COMMENTAIRES. — La convexité orientée ventralement du bord ventral, de la rangée dentaire et de la lame horizontale, ainsi que la forme du *sulcus meckeli* et la présence de deux cuspides sur les dents constituent un ensemble de caractères qui s'accorde avec les Lacertidae.

Cependant, une attribution aux Lacertidae pose des problèmes : le bord ventral est peu convexe ventralement, moins que celui des autres Lacertidae. *Edlartetia* partage ce caractère avec *Miolacerta tenuis* Rocek, 1984, du Miocène inférieur de Dolnice (République tchèque) ; les deux genres ont aussi en commun la forme de la lame horizontale et l'allure générale du dentaire, grêle et de petite taille (il ne dépasse pas 6 mm de longueur dans les deux genres). Mais la dentition de *Miolacerta tenuis* est tricuspide et il n'y a pas de facette d'insertion pour le coronoïde, ce qui paraît suffisant pour séparer les deux genres. La morphologie particulière de l'apex dentaire de *Edlartetia sansaniensis* n'est connue chez aucun Lacertidé actuel ou fossile et cette dentition évoque plus certains Teiidae que les Lacertidae. Actuellement, les Teiidae ne se trouvent qu'en Amérique (Amérique du Sud et centrale principalement) et des fossiles sont connus sur les continents américains (depuis le Crétacé supérieur en Amérique du Nord) ainsi que dans le Crétacé supérieur d'Asie. Les Teiidae n'ont jamais été signalés en Europe. Cependant, au Miocène, des échanges entre Amérique du Nord et Europe ont concerné des mammifères (FAHLBUSCH, 1973 ; BRUIJN *et al.*, 1980 ; MARTIN, 1980) et des serpents (RAGE & HOLMAN, 1984) ; des serpents d'affinités nord-américaines sont d'ailleurs présents à Sansan (voir ci-dessous). On ne peut donc pas exclure un passage des Teiidae d'Amérique vers l'Europe au Miocène et l'appartenance de *Edlartetia* à cette famille ne peut pas être éliminée sur des bases paléogéographiques. Une telle attribution paraît toutefois peu probable pour des raisons qui tiennent à la morphologie. La forme peu arquée ventralement du bord ventral du dentaire et du *sulcus meckeli* ne s'accorde guère avec les Teiidae où ces structures sont presque toujours fortement incurvées. On peut aussi remarquer que le dépôt de cément à la base des dents, caractéristique des Teiidae, manque ici. De plus, un autre lézard de Sansan, un Anguiné, possède une morphologie dentaire proche de celle de *Edlartetia* (voir ci-dessous : *Ophisaurus* sp. 2). L'apex de cet *Ophisaurus* présente lui aussi une morphologie unique chez les Anguinae et, dans ce cas, il ne peut être question de mettre en cause l'attribution aux Anguinae. Il ne semble donc pas justifié de rejeter *Edlartetia* des Lacertidae en raison de ce caractère, alors qu'une particularité semblable apparaît chez un Anguiné sans mettre en cause son attribution. Nous pensons donc que *Edlartetia* est bien un Lacertidé mais, comme son appartenance aux Teiidae ne peut pas être absolument rejetée, l'attribution familiale de ce genre reste assortie de quelques doutes.

? SCINCIDAE Gray, 1825

Les Scincidae représentent la famille de lézards la plus répandue et la plus riche. Elle compte actuellement plus de 800 espèces qui se rencontrent dans pratiquement toutes les régions tempérées et intertropicales. Ils sont le plus souvent terrestres, parfois plus ou moins fouisseurs, exceptionnellement arboricoles, voire aquatiques. Les plus anciens Scincidae pourraient apparaître dans le Crétacé terminal nord-américain, mais le plus ancien Scincidé incontestable ne date que de l'Oligocène (Amérique du Nord ; ESTES, 1983).

Source : MNHN, Paris

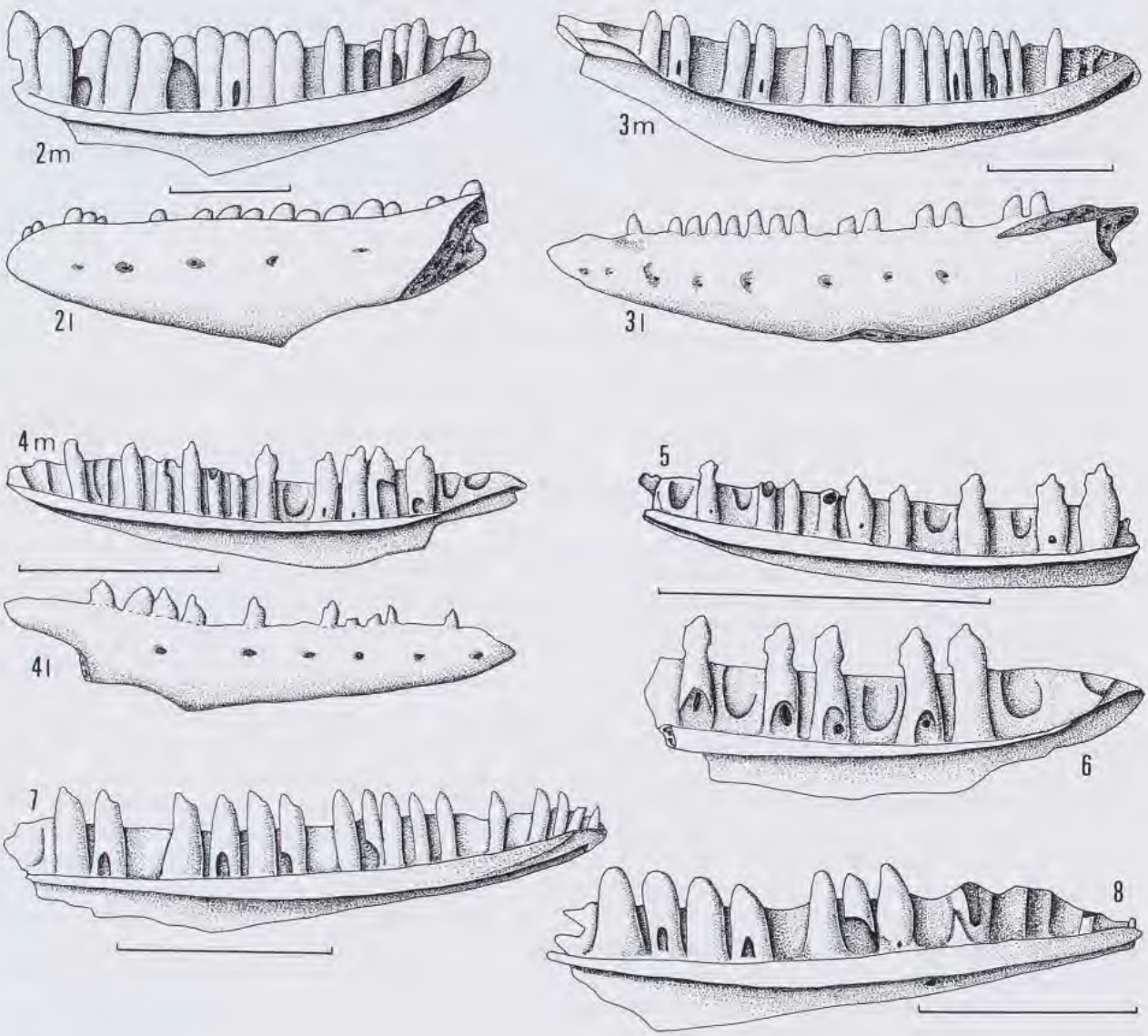


FIG. 2-8. — **2** : *Amblyolacerta* sp., dentaire gauche, Sa 23582 (m : face mésiale ; l : face latérale) ; **3** : *Lacerta* sp. 2, dentaire gauche, Sa 23587 (m : face mésiale ; l : face latérale) ; **4** : *Edlartetia sansaniensis*, néotype, dentaire droit, Sa 23595 (m : face mésiale ; l : face latérale) ; **5** : *Edlartetia sansaniensis*, dentaire droit, Sa 23596, face mésiale ; **6** : *Edlartetia sansaniensis*, dentaire gauche, Sa 23597, face mésiale ; **7** : ? Scincidé sp. 1, dentaire gauche, Sa 23600, face mésiale ; **8** : ? Scincidé sp. 2, dentaire gauche, Sa 23603, face mésiale. Échelle = 2 mm.

FIGS 2-8. — **2** : Amblyolacerta *sp., left dentary, Sa 23582 (m : medial view ; l : lateral view)* ; **3** : Lacerta *sp. 2, left dentary, Sa 23587 (m : medial view ; l : lateral view)* ; **4** : Edlartetia sansaniensis, *neotype, right dentary, Sa 23595 (m : medial view ; l : lateral view)* ; **5** : Edlartetia sansaniensis, *right dentary, Sa 23596, medial view* ; **6** : Edlartetia sansaniensis, *left dentary, Sa 23597, medial view* ; **7** : *? Scincid sp. 1, left dentary, Sa 23600, medial view* ; **8** : *? Scincid sp. 2, left dentary, Sa 23603, medial view. Scale bars represent 2 mm.*

Source : MNHN, Paris

La famille se définit par les principaux caractères ostéologiques suivants : jugal et squamosal en contact ou proches sur l'arc temporal supérieur, fenêtre temporale supérieure couverte surtout par le postfrontal, palatins tendant à former un palais secondaire réduit, pseudozygosphène et pseudozygantrum pouvant être présents, ostéodermes composés présents dorsalement et ventralement.

Deux espèces, attribuées avec doute aux Scincidae, figurent à Sansan. On lira ci-dessous les réserves assorties à cette attribution ; elles tiennent principalement aux grandes ressemblances entre Scincidae et Cordylidae.

? Scincidé sp. 1

Fig. 7

MATÉRIEL. — 18 dentaires (Sa 23600 à Sa 23602).

DESCRIPTION. — La face labiale est percée par 6 ou 7 foramens labiaux. Bien que l'extrémité postérieure des dentaires disponibles soit rarement intacte, il ne semble pas y avoir de dépression postéro-supérieure correspondant au contact d'un processus antéro-labial du coronoïde avec le dentaire. Ceci indique que ce processus du coronoïde n'existait pas, alors qu'il est toujours bien marqué chez les Lacertidae. Sur la face linguale, la lame horizontale s'amincit et se termine par un bord arrondi à l'arrière. Elle atteint son épaisseur verticale maximale au niveau de la dixième position dentaire (comptée à partir de l'avant) et devient à nouveau plus mince près de la symphyse. Le *sulcus meckeli* est exposé ventralement et mésialement sur la plus grande partie de sa longueur, il ne l'est plus que ventralement au niveau de la symphyse. Le *sulcus meckeli* s'ouvre assez largement à l'arrière ; il se rétrécit régulièrement antérieurement jusqu'à la dixième position dentaire (comptée à partir de l'avant) où il est déjà réduit à une dépression assez mince dont l'ouverture ne diminue plus que légèrement jusqu'à la symphyse. Les bords dorsaux et ventraux du *sulcus* restent presque parallèles dans cette partie de l'os. Le bord ventral du dentaire, qui limite le *sulcus meckeli* ventralement, est rectiligne, presque horizontal, dans sa plus grande longueur ; il se relève légèrement antérieurement. La rangée dentaire est horizontale dans sa partie antérieure, elle se relève faiblement à partir de la dixième position dentaire. On compte 20 positions dentaires sur l'os le plus complet. Les dents sont assez serrées, plutôt verticales, sauf au niveau de l'apex qui se recourbe vers l'arrière ; elles s'évasent vers leur base et dépassent la crête dentaire sur la moitié de leur hauteur. Les dents antérieures n'ont pas de cuspides, leur apex étant pointu, alors que les dents postérieures portent deux cuspides inégales. Les plus postérieures restent pleurodontes mais leur base s'étend presque jusqu'au niveau du bord supérieur de la lame horizontale, alors que la surface alvéolaire et le plateau dentaire ne font plus un angle marqué entre eux, mais tendent à former une surface concave dorso-mésialement.

? Scincidé sp. 2

Fig. 8

MATÉRIEL. — Un dentaire (Sa 23603).

DESCRIPTION. — La morphologie du dentaire correspond parfaitement à celle du Scincidé précédent. Seules les dents permettent de séparer ces deux formes. De façon générale, elles sont plus robustes que celles de l'« espèce 1 », leur forme est franchement conique, avec une base plutôt élargie. L'apex se recourbe légèrement vers l'arrière, ne porte pas de cuspides et se termine par une pointe mousse.

COMMENTAIRES. - La morphologie des dentaires de ces deux taxa ne s'accorde pas avec celle des Lacertidae pour différentes raisons. Chez ces derniers, le *sulcus meckeli* se rétrécit régulièrement de l'arrière vers l'avant et ses bords s'incurvent ventralement, autrement dit la lame horizontale, la rangée dentaire et le bord ventral du dentaire sont incurvés ventralement. L'absence très probable d'un processus

Source : MNHN, Paris

antéro-labial du coronoïde empiétant sur l'extrémité postérieure du dentaire s'oppose aussi nettement à la morphologie observée chez les Lacertidae. De plus, chez les Lacertidae, le bord mésial de la lame horizontale s'arrondit rarement dans sa partie postérieure et les dents postérieures ne tendent pas à devenir subpleurodontes.

C'est parmi les Scincidae que l'on trouve les dentaires les plus proches de ces formes de Sansan ; mais ces dernières peuvent aussi évoquer les Cordylidae. Ces deux familles, Cordylidae et Scincidae, présentent de fortes affinités. Pour Estes *et al.* (1988), il s'agit de deux groupes frères qui constituent la superfamille des Scincoidea. Presch (1988) considère que les Cordylidae représentent le groupe frère de l'ensemble Scincidae-Xantusiidae. Estes *et al.* (1988) et Presch (1988) citent, comme caractères diagnostiques des Scincidae, un zygosphène-zygantrum sur les vertèbres (en fait, il s'agit d'un pseudozygosphène et d'un pseudozygantrum qui n'est pas toujours apparent ; Bailon, 1991) ; mais cette structure peut aussi apparaître chez les Cordylidae et les Lacertidae. Presch indique aussi que le dentaire des Scincidae se referme sur le *sulcus meckeli*. Certains membres de la famille possèdent en effet un *sulcus meckeli* fermé et la distinction avec les Cordylidae est alors aisée. Cependant, cette condition est loin d'être générale chez les Scincidae et son absence ne permet pas d'exclure l'appartenance des fossiles de Sansan à cette famille. Son attribution aux Scincidae plutôt qu'aux Cordylidae ne tient qu'à des différences ténues et peu significatives. De plus, la variabilité des caractères en question est loin d'être connue dans l'ensemble des deux familles.

En général, la rangée dentaire est presque horizontale chez les Cordylidae, sauf postérieurement où elle se relève. La rangée dentaire des Scincidae, comme celle des fossiles de Sansan, est moins rectiligne. Chez les Cordylidae, les bords du *sulcus meckeli* sont longuement parallèles antérieurement et le *sulcus* reste très étroit sur près de la moitié de sa longueur ; le bord ventral du dentaire est presque parfaitement horizontal. Les bords du *sulcus meckeli* et le bord ventral des dentaires de Sansan et des Scincidae sont moins rectilignes. Les dernières dents de la rangée dentaire des Cordylidae restent pleurodontes et ne tendent pas nettement à devenir subpleurodontes. Compte tenu de ces différences, nous pensons que les dentaires de Sansan appartiennent aux Scincidae plutôt qu'aux Cordylidae, mais sans réelle certitude.

Rocek (1984) a créé l'espèce *Palaeocordylus bohemicus* du Miocène inférieur (MN 4) de Dolnice (République tchèque) et l'a attribuée aux Cordylidae ; mais il a assorti cette attribution de quelques doutes. D'après sa description, on ne peut pas exclure une appartenance de cette espèce aux Scincidae. C'est d'ailleurs l'ensemble des formes européennes rapportées aux Cordylidae (dans l'Éocène notamment ; Augé, 1987) qu'il faudrait revoir en vue d'une comparaison avec les Scincidae.

Quoi qu'il en soit, ces fossiles de Sansan comptent parmi les rares citations de Scincidae fossiles en Europe. Rocek (1984) a décrit de possibles Scincidae (« cf. Family Scincidae ») dans le Miocène inférieur de la République tchèque. Des genres actuels ont été signalés, sans commentaires, dans le Miocène inférieur (MN 4) d'Allemagne (cf. *Mabuya* Fitzinger, 1826 ; Schleich, 1985a) et dans le Miocène supérieur (MN 9) d'Ukraine (*Eumeces* sp. ; Zerova, 1987a). Bailon (1991) a cité cf. *Mabuya* dans le Pliocène supérieur (MN 16) des îles Medas (nord-est de l'Espagne) alors que Barbadillo (1989) a reconnu *Chalcides* cf. *C. bedriagai* (une espèce actuelle) et *Chalcides* sp. dans le Plio-Pléistocène de l'Espagne méridionale. De plus, des restes des mâchoires du Pléistocène des Baléares ont été attribués par Boulenger (*in* Bate, 1919) à *Chalcides*, identification reprise par Alcover *et al.* (1980) et confirmée par Estes (1983).

Famille ANGUIDAE Gray, 1825

Les Anguidae comprennent environ 75 espèces actuelles vivant en Amérique du Nord et du Sud, en Eurasie et dans le nord de l'Afrique. Le plus ancien Anguidé est *Odaxosaurus piger* Gilmore, 1928 du Campanien et du Maastrichtien d'Amérique du Nord. Sur le plan ostéologique, la famille se caractérise surtout par la position du foramen vidien postérieur sur la suture basisphénoïde-prootique, la participation du dentaire à la formation de la partie dorsale et antérieure du foramen alvéolaire antéro-inférieur, la position du supraangulaire plus antérieure que celle du coronoïde, la striation de la

Source : MNHN, Paris

face mésiale (et moins souvent latérale) des dents et la présence de deux apophyses transverses sur les vertèbres caudales.

Sur les cinq sous-familles d'Anguidae (Anguinae, Gerrhonotinae, Diploglossinae, Glyptosaurinae, Aniellinae), seuls les Anguinae sont présents à Sansan.

Sous-famille ANGUINAE Gray, 1825

Avec trois genres actuels (*Anguis* Linnaeus, 1758, *Ophisaurus* Daudin, 1803, *Pseudopus* Merrem, 1820), les Anguinae se rencontrent en Amérique du Nord, Eurasie et dans le nord de l'Afrique. En dehors d'*Ophisauriscus quadrupes* Kuhn, 1940, de l'Éocène moyen d'Allemagne, qui possède des membres très réduits (Estes, 1983), les Anguinae sont apodes. La sous-famille apparaît dans le Paléocène moyen en Amérique du Nord (*Machaerosaurus torrejonensis* Gilmore, 1928) ; en Europe, le plus ancien semble être *Ophisaurus hallensis* (Kuhn, 1940) de l'Éocène moyen d'Allemagne (Klembara, 1981), espèce qui pourrait être synonyme de *Ophisauriscus quadrupes* (Kuhn, 1940) d'après Keller *et al.* (1991). Ostéologiquement, les Anguinae se distinguent essentiellement par l'allongement du processus palatin du ptérygoïde, un contact jugal-postfrontal excluant le postorbitaire de l'orbite, des vertèbres dorsales à face ventrale aplatie, des vertèbres caudales à hémapophyses situées postérieurement et soudées au centrum, des cotyles et condyles vertébraux élargis transversalement mais sans constriction précondylaire et une queue deux fois plus longue que le corps (Gauthier, 1982 ; Estes, 1983). A Sansan, tous les Anguinae se rapportent à des genres actuels.

On reconnaît maintenant trois groupes au sein des Anguinae : les *Pseudopus* (Klembara, 1979, 1981), européens et à dents élargies (= amblyodontes), les *Ophisaurus* américains, à dents primitives (c'est-à-dire à apex strié, faiblement pointu et présentant un biseau), les *Ophisaurus* euro-asiatiques du groupe *Anguis-Ophisaurus harti*, à dents caniniformes dont l'apex n'est pas strié (Gauthier, 1982 ; Sullivan, 1987 ; Augé, 1992). Le genre *Ophisaurus* est certainement paraphylétique.

La présence de *Pseudopus* à Sansan pouvait être soupçonnée à la lecture de la description que Lartet (1851) a fait de son *Anguis ? laurillardi* ; il écrivait en particulier : « ...espèce à dents grosses, courtes et obtuses... ». Lartet a aussi créé deux autres espèces d'Anguinae, *Anguis ? bibronianus* et *Anguis ? acutidentatus* qui sont toutes deux rejetées, ainsi que *Anguis laurillardi*, comme *nomina dubia* par Estes (1983). Le matériel actuellement disponible révèle bien trois formes d'Anguinae différentes à Sansan. L'une appartient en fait à *Pseudopus* ; il s'agit de *Anguis laurillardi*, espèce qui est revalidée ici et est réellement décrite pour la première fois. Les deux autres formes présentes sont attribuées à *Ophisaurus*. Les caractères de ces deux derniers fossiles ne permettent ni de les rattacher aux espèces décrites par Lartet, ni de les séparer définitivement des *Ophisaurus* actuels ou fossiles connus ; c'est pourquoi ils sont désignés ici comme *Ophisaurus* sp. 1 et *Ophisaurus* sp. 2. *Anguis bibronianus* et *Anguis acutidentatus* sont considérés comme des *nomina dubia*.

Genre ***PSEUDOPUS*** Merrem, 1820

Diagnose. — La systématique des Anguinae n'étant pas définitivement établie, il n'existe pas de vraie diagnose de ce genre. Toutefois, il se définit comme un Anguiné apode de grande taille à dents amblyodontes.

Espèce-type. — *Pseudopus apodus* (Pallas, 1775), espèce actuelle d'Eurasie et du nord-ouest de l'Afrique du Nord.

Autres espèces du genre. — *P. moguntinus* (Boettger, 1875) de l'Oligocène terminal (MP 30) au Miocène moyen (MN 7+8) d'Europe et *P. pannonicus* (Kormos, 1911) du Miocène supérieur (MN 13) au Pléistocène moyen d'Europe.

Source : MNHN, Paris

Pseudopus laurillardi (Lartet, 1851)

Fig. 9 à 13

Anguis ? Laurillardi Lartet, 1851 : 40.
Ophisaurus ? laurillardi, nomen dubium : Estes, 1983 : 143.

Diagnose. — *Pseudopus laurillardi* se distingue de l'actuel *P. apodus* par ses dents plus faiblement striées sur l'apex et par la position avancée (sous la sixième position dentaire comptée à partir de l'arrière) de la trace du foramen alvéolaire antéro-inférieur sur la lame horizontale du dentaire. L'espèce diffère de *P. apodus* et *P. pannonicus* par le plus grand développement des processus préfrontaux de son pariétal. *P. laurillardi* est plus petit que les deux espèces fossiles *P. moguntinus* et *P. pannonicus*.

Néotype (désigné ici). — Un dentaire gauche (MNHN, Sa 23604). Sansan, Gers, France ; Astaracien (MN 6), Miocène moyen.

Répartitions stratigraphique et géographique. — *P. laurillardi* n'est connu qu'à Sansan.

Matériel. — Le néotype (Sa 23604), 97 os des mâchoires, dentaires ou maxillaires (Sa 23608, Sa 23610), 5 prémaxillaires (Sa 23607, Sa 23612), 1 pariétal (Sa 23605), 2 frontaux (Sa 23606, Sa 23611), 1 carré (Sa 23609).

Description du néotype (Fig. 9). — Il s'agit d'un dentaire gauche dont la longueur atteint 27,2 mm. Le bord ventral, la lame horizontale et le plateau dentaire s'arquent nettement ventralement. En vue labiale, l'os est percé par cinq foramens labiaux ; la trace de l'incisure qui recevait le coronoïde s'étend jusqu'au niveau de la dernière position dentaire. La partie postéro-ventrale de l'os est légèrement abîmée, de sorte qu'il n'est pas possible de reconnaître l'extension de l'incisure qui recevait le supraangulaire. De même, sur la face linguale, le septum intramandibulaire n'est pas conservé, à supposer qu'il ait été véritablement présent. La lame horizontale s'échancre au niveau du foramen alvéolaire antéro-inférieur, lequel se situe en position assez antérieure, sous la sixième position dentaire (comptée à partir de l'arrière). La rangée dentaire comprend 15 positions dentaires ; toutes les dents sont subpleurodontes et sans cuspides. Les premières dents ont une forme plutôt cylindrique, non élargie et se terminant par une pointe mousse. Les dents commencent à s'élargir à partir de la septième ou huitième position dentaire (comptée à partir de l'avant) et elles atteignent leur dimension maximale au niveau de la onzième dent. Les dents amblyodontes ne dépassent pas beaucoup la crête dentaire ; l'apex de la plupart d'entre elles ne porte pas de stries ; sur quelques dents, l'apex est strié mais de façon peu marquée.

Maxillaire. — La pièce la plus complète est une moitié de maxillaire droit (Fig. 10) dont la face labiale a gardé une partie de la couverture d'ostéodermes rectangulaires à ornementation guillochée (c'est-à-dire faite d'un réseau de points et de sillons). Trois foramens labiaux s'ouvrent dans la partie ventrale de l'os, non recouverte par les ostéodermes. En vue linguale, il existe au-dessus de la rangée dentaire, une lame horizontale bien développée, percée en position médio-postérieure par le foramen maxillaire. Toutes les dents conservées sont subpleurodontes ; la dernière est peu développée mais sur les autres l'élargissement est net. Leur apex est arrondi, parcouru par quelques stries verticales qui restent limitées à la couronne dentaire.

Prémaxillaire (Fig. 12). — Le processus nasal, pas très long, s'élargit un peu à mi-hauteur et se termine par une extrémité arrondie. En vue mésiale, deux petites épines prémaxillaires (terminologie de Fejérváry-Langh, 1923) prolongent ventralement le processus nasal. Les processus maxillaires s'étalent assez largement de chaque côté de l'os. Il y a 6 emplacements dentaires ; les dents conservées sont cylindriques, avec un apex plutôt arrondi.

Frontal (Fig. 13). — Le frontal ne se rétrécit pas entre les orbites, caractère commun aux Anguinae. En vue dorsale, il porte une épaisse couverture dermique à ornementation guillochée. Les traces laissées par les écailles épidermiques, habituellement bien marquées sur la partie postérieure du frontal des Anguinae, apparaissent peu ici. On devine toutefois la trace de l'écaille interpariétale, au

Source : MNHN, Paris

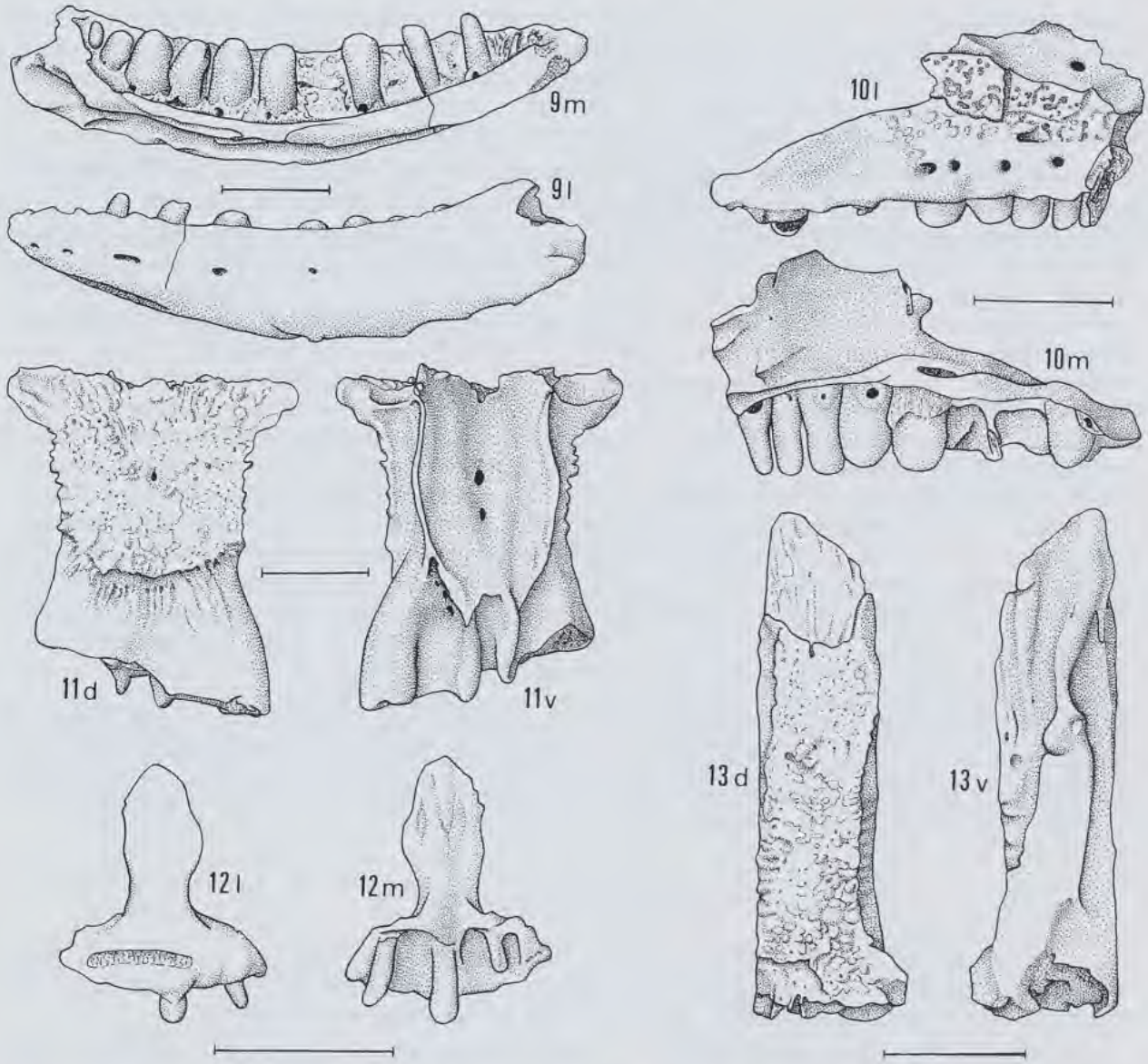


FIG. 9-13. — *Pseudopus laurillardi*. — **9** : néotype, dentaire gauche, Sa 23604 ; **10** : maxillaire droit, Sa 23608 ; **11** : pariétal, Sa 23605 ; **12** : prémaxillaire, Sa 23607 ; **13** : frontal droit, Sa 23606. (d : face dorsale ; l : face latérale ; m : face mésiale ; v : face ventrale). Échelle = 5 mm.

FIGS 9-13. — Pseudopus laurillardi. — ***9** : neotype, left dentary, Sa 23604 ; **10** : right maxillary, Sa 23608 ; **11** : parietal, Sa 23605 ; **12** : premaxillary, Sa 23607 ; **13** : right frontal, Sa 23606. (d : dorsal view ; l : lateral view ; m : medial view ; v : ventral view). Scale bars represent 5 mm.*

centre, flanquée par celles des écailles pariétales (terminologie de MESZOELY *et al.*, 1978). En vue ventrale, un processus descendant (« subolfactory process ») se développe régulièrement depuis l'avant de l'os et atteint sa hauteur maximale au niveau de la partie moyenne du frontal ; postérieurement, il rejoint la surface ventrale de l'os. En vue latérale, l'encoche où se logeait le préfrontal se prolonge nettement postérieurement, alors que celle correspondant au postorbitaire est très réduite.

Pariétal (Fig. 11). — Les deux processus supraoccipitaux sont brisés. Antérieurement, en position latérale, se projettent deux processus préfrontaux bien développés. Ces derniers sont très réduits chez *P.*

Source : MNHN, Paris

apodus et faiblement développés chez *P. pannonicus* ; par contre, chez *P. moguntinus* ils sont très apparents (voir FEJÉRVÁRY-LÁNGH, 1923, pl. IV, fig. 1-2). Dorsalement, des ostéodermes à ornementation guillochée couvrent l'os ; comme sur le frontal, les limites entre les différentes écailles épidermiques apparaissent peu. Ventralement, la fosse pariétale est très profonde, caractère diagnostique du genre *Pseudopus* selon KLEMBARA (1979, 1981) ; elle paraît même plus profonde que chez *P. apodus*.

COMMENTAIRES. — La brève description qu'a donnée LARTET (1851) de *Anguis laurillardi* ne laisse aucun doute quant à l'identité entre les spécimens décrits ci-dessus et cette dernière espèce.

KLEMBARA (1979, 1981) a revalidé le genre *Pseudopus* (auparavant inclus dans *Ophisaurus*) pour les Anguinae de grande taille et à dents élargies (dents amblyodontes suivant la terminologie de FEJÉRVÁRY-LÁNGH, 1923, et HOFFSTETTER, 1942). L'opinion de KLEMBARA est suivie ici malgré les réserves faites par ESTES (1983). *A. laurillardi* est donc attribué à *Pseudopus*. Les pièces crâniennes montrent peu de caractères diagnostiques au niveau de l'espèce. Toutefois, la discrétion des stries des apex dentaires, la position avancée du foramen alvéolaire antéro-inférieur et le fort développement des processus préfrontaux du pariétal séparent bien l'espèce de Sansan de l'actuel *P. apodus*. La distinction avec les deux autres espèces fossiles apparaît plus délicate. Ces deux dernières sont plus grandes que *P. laurillardi* qui devait approcher 1 m. *P. pannonicus*, beaucoup plus grand, semble avoir atteint 2 m, alors que *P. moguntinus* atteignait 1,40 m. En ce qui concerne la distinction avec *P. pannonicus*, nous pouvons ajouter que les processus préfrontaux du pariétal de *P. laurillardi* sont nettement plus grands que ceux de cette dernière. En revanche, ce caractère ne semble pas séparer significativement *P. moguntinus* et *P. laurillardi* et pratiquement, seule la taille permet la distinction entre ces deux dernières espèces. Mais le critère de taille n'est sans doute pas suffisant pour une telle distinction spécifique. FEJÉRVÁRY-LÁNGH (1923) avait déjà rapproché *P. laurillardi* de *P. moguntinus*. En outre, une possible synonymie entre *P. moguntinus*, *P. pannonicus* et même *P. apodus* a aussi été évoquée (ESTES, 1983 ; MLYNARSKI *et al.*, 1984). Si les caractères du pariétal peuvent apparemment permettre d'écarter une synonymie entre *P. laurillardi* d'une part, *P. apodus* et *P. pannonicus* d'autre part, une éventuelle synonymie entre *P. laurillardi* et *P. moguntinus* reste plausible. Seul un examen exhaustif de l'ensemble du matériel attribué à *Pseudopus* permettra d'évaluer la variabilité morphologique et de régler ce problème. Il convient de remarquer que, en cas de synonymie, le nom *P. laurillardi* a priorité sur *P. moguntinus* (et aussi sur *P. pannonicus*).

Genre ***OPHISAURUS*** Daudin, 1803

DIAGNOSE. — Comme pour *Pseudopus*, il n'existe pas de vraie diagnose. *Ophisaurus* se définit comme un Anguiné apode à dents non amblyodontes (une telle diagnose s'applique aussi au genre *Anguis*, difficile à séparer d'*Ophisaurus*, ce dernier étant probablement paraphylétique).

ESPÈCE-TYPE. — *Ophisaurus ventralis* L., 1758, espèce actuelle connue depuis le Miocène moyen, Amérique du Nord.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — 10 espèces actuelles (Amérique du Nord, Asie et nord-ouest de l'Afrique). Espèces fossiles : *O. hallensis* (Kuhn, 1940) et *O. voigti* (Kuhn, 1940) (Éocène moyen, Allemagne) ; *O. pictetí* (Hoffstetter, 1942) (Éocène supérieur, Suisse) ; *O. roqueprunensis* Augé, 1992 (Oligocène moyen, France) ; *O. acuminatus* Jorg, 1965 (Miocène moyen, Allemagne) ; *O. canadensis* Holman, 1970 (Miocène moyen, Canada) ; *O. compressus* Cope, 1900 (Miocène moyen à Pléistocène, USA) ; *O. fejfari* Klembara, 1979 et *O. spinari* Klembara, 1979 (Miocène inférieur ; République tchèque) ; ces deux dernières espèces sont considérées comme des *nomina dubia* par ESTES (1983).

Source : MNHN, Paris

Ophisaurus sp. 1

Fig. 14

MATÉRIEL. — 24 mâchoires, dentaires ou maxillaires (Sa 23613 à Sa 23616).

Dentaire. — Tous les dentaires sont de petite taille ; leur longueur ne devait pas dépasser beaucoup 10 mm. Quatre foramens labiaux s'ouvrent en position médiane sur la face latérale. L'encoche qui recevait le supraangulaire se situe très en avant de celle du coronoïde. En vue linguale, le *sulcus meckeli* s'ouvre surtout ventralement et il ne montre une exposition mésiale que près des extrémités antérieure et postérieure. Postérieurement, le *sulcus meckeli* est divisé par un septum intramandibulaire de proportion très modeste, mais qui possède cependant un bord inférieur libre. La lame horizontale s'échancre sous la troisième position dentaire (comptée à partir de l'arrière) ce qui marque la position du foramen alvéolaire antéro-inférieur. Le plateau dentaire et la surface alvéolaire forment une surface unique, inclinée dorso-latéralement à ventro-mésialement, sur laquelle s'implantent les bases dentaires. La rangée dentaire compte 13 positions dentaires sur le seul os où elle est complète. Les dents sont subpleurodontes, assez serrées, moyennement inclinées postérieurement, coniques avec un apex relativement pointu et dépourvu de stries. Les dents, assez hautes, dépassent la crête dentaire sur près de la moitié de leur hauteur. La base des dents, peu élargie, s'étend peu sur le plateau dentaire et n'atteint pas le bord mésial de la lame horizontale. D'ailleurs, l'ensemble de la dent reste plutôt grêle.

Maxillaire. — Un seul maxillaire est presque complet ; il compte lui aussi 13 positions dentaires. Les dents gardent la même morphologie que celles du dentaire, on peut simplement noter qu'elles sont un peu plus serrées.

COMMENTAIRES. — Ces fossiles appartiennent incontestablement aux Anguinae et, parmi ceux-ci, on peut exclure une parenté avec *Pseudopus* dont les dents sont amblyodontes. Leur petite taille évoque les *Ophisaurus* américains, mais la rangée dentaire de ces derniers compte plus de dents (nombre supérieur à 15), lesquelles portent des stries près de l'apex. Ces fossiles s'accordent donc avec la lignée des *Ophisaurus* euro-asiatiques ; *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 et *Ophisaurus harti* Boulenger, 1889 en sont les membres actuels les plus fréquents et se caractérisent par des dents pointues, de type caniniforme et en faible nombre (10 ou moins chez les espèces citées). Cependant, ce fossile de Sansan se démarque de ces deux espèces par son nombre de dents supérieur et leur allure moins caniniforme. Par ces caractères, il évoque deux espèces actuelles : *Ophisaurus gracilis* Gray, 1845 de Chine, mais celui-ci a un nombre de dents supérieur, et *O. koellikeri* (Günther, 1873) d'Afrique du Nord qui semble posséder le même nombre de dents (12 à 13), la même morphologie dentaire et sensiblement la même taille. Mais cette dernière espèce reste peu étudiée et sa position dans l'ensemble des Anguinae est loin d'être claire. D'autres Anguinae, de morphologie proche de celle du fossile de Sansan, sont connus dans le Miocène européen. Ainsi, *Ophisaurus acuminatus* est décrit par ESTES (1983) comme ayant des dents moins caniniformes et plus nombreuses que l'actuel *O. harti*. On retrouve les mêmes différences sur les dentaires de Sansan mais *O. acuminatus* possède plus de dents (une quinzaine sur le dentaire) et il est plus grand (le dentaire mesure au moins 20 mm). ROCEK (1984) a décrit, sous le nom d'*Ophisaurus* cf. *spinari*, quelques dentaires du Miocène inférieur de Dolnice (République tchèque) ; ils évoquent étroitement l'*Ophisaurus* de Sansan par la morphologie générale du dentaire et celle des dents. Des différences existent mais restent peu marquées : les dentaires de Dolnice mesurent en moyenne 9 mm, ils possèdent 14 à 15 positions dentaires et les dents ne dépassent la crête dentaire que sur un tiers de leur hauteur. D'autre part, d'après les figures de ROCEK, le septum intramandibulaire paraît soit absent, soit son bord ventral se soude totalement à la paroi de l'os. ROCEK a attribué ces dentaires à *O. spinari* avec quelques doutes car cette espèce a été fondée à l'origine uniquement sur des pariétaux. Néanmoins, dentaires et pariétaux présentent des tailles compatibles et, comme ils viennent du même gisement (Dolnice), il paraît raisonnable de penser qu'ils appartiennent à la même espèce. Cependant, ESTES (1983) a considéré avec raison *O. spinari* comme un *nomen dubium*, la seule morphologie du pariétal ne permettant pas de distinguer cette espèce des autres *Ophisaurus*. D'autres espèces ont été décrites dans l'Éocène et l'Oligocène européens : *O. hallensis* (Kuhn, 1940), *O. picteti* (Hoffstetter, 1942) et *O. roqueprunensis* Augé, 1992. Mais ces espèces paléogènes se

Source : MNHN, Paris

distinguent aisément de la forme de Sansan par leur dentition nettement caniniforme, très proche de celle du groupe *Anguis-O. harti*. Le matériel disponible ne permet pas d'obtenir plus de précision et ce fossile de Sansan est simplement désigné ici comme *Ophisaurus* sp. 1.

Quoi qu'il en soit, il semble donc que, dans le Miocène européen, apparaissent de nouveaux *Ophisaurus*, à dentition plus grêle et moins caniniforme que chez les *Ophisaurus* qui les ont précédés. Ce groupe pourrait comprendre des formes actuelles (*O. koellikeri* d'Afrique du Nord, *O. gracilis* de Chine) et des fossiles du Miocène (*O. acuminatus*, les *Ophisaurus* de Dolnice et Sansan), voire aussi du Pliocène (*Ophisaurus* sp., BAILON, 1991) ; ce groupe doit être clairement défini, ce qui dépasse le cadre de ce travail. Il reste aussi à préciser le statut des *Ophisaurus* de Sansan et de Dolnice et établir s'il s'agit d'espèces distinctes. Il semble que ces deux formes sont très proches ; les différences relevées entre elles sont réelles, mais banales ; elles peuvent parfaitement entrer dans le cadre de variations intraspécifiques.

Ophisaurus sp. 2

Fig. 15, 16

MATÉRIEL. — 5 os des mâchoires, dentaires ou maxillaires (Sa 23617 à Sa 23620).

DESCRIPTION. — Les caractères d'Anguinae sont clairs sur ces dentaires : *sulcus meckeli* s'ouvrant longuement sur la surface ventrale, lame horizontale échancrée pour le foramen alvéolaire antéro-inférieur (situé, ici, sous la quatrième position dentaire comptée à partir de l'arrière), empreinte du supraangulaire située plus antérieurement que celle du coronoïde. La pointe postérieure du septum intramandibulaire déborde le bord postérieur du dentaire, mais ce septum est de petite taille et se soude rapidement à la paroi du dentaire.

Les dents antérieures ne se différencient guère de celles des autres Anguinae à dentition caniniforme comme *Anguis* : elles ont une base assez large, leur forme générale est conique, avec une courbure vers l'arrière et leur apex tend à devenir pointu, mais moins que chez *Anguis* toutefois. Les dents postérieures montrent des particularités intéressantes ; leur forme générale reste celle des dents antérieures et leur base s'élargit sans atteindre le bord mésial du plateau dentaire. Mais l'apex montre une morphologie unique parmi les Anguidae. La dent présente une légère constriction avant l'apex qui, en vue latérale, a une forme triangulaire, l'apex se dirigeant postérieurement. Cet apex est nettement aplati latéralement et une ébauche de cuspide se distingue dans la partie antérieure. L'ébauche de cuspide rappelle des Anguidae américains mais l'élargissement de la base dentaire sépare la forme de Sansan de ces derniers. Curieusement, les morphologies dentaires les plus proches se retrouvent chez les Teiidae (Scincomorphes actuellement américains), mais un tel rapprochement ne peut pas être retenu en raison des autres caractères. Le nombre de dents s'estime difficilement ; elles étaient plus nombreuses que chez *Anguis* et *O. harti* (certainement entre 10 et 15 positions dentaires).

COMMENTAIRES. — Il s'agit, sans aucun doute, d'une forme originale d'Anguinae ; mais le matériel de Sansan, trop fragmentaire, n'autorise pas la création d'une espèce nouvelle. Comme il ne s'agit ni d'un *Pseudopus*, ni d'un *Anguis*, ce fossile est attribué à *Ophisaurus*.

ANGUINAE indéterminés

MATÉRIEL. — 22 dentaires (Sa 23621, Sa 23627, Sa 23631), 4 ptérygoïdes (Sa 23634), 1 capsule occipitale (Sa 23623), environ 1500 vertèbres (Sa 23624, Sa 23625, Sa 23628, Sa 23630, Sa 23633, Sa 23635, Sa 23636, Sa 23638), plusieurs milliers d'ostéodermes (Sa 23622, Sa 23626, Sa 23632, Sa 23637, Sa 23639).

De très nombreux spécimens présentant d'incontestables caractères d'Anguinae ne peuvent être attribués précisément à l'une ou l'autre des formes décrites ci-dessus, soit en raison de leur état, soit parce qu'ils ne sont pas diagnostiques à l'intérieur de la sous-famille.

Source : MNHN, Paris

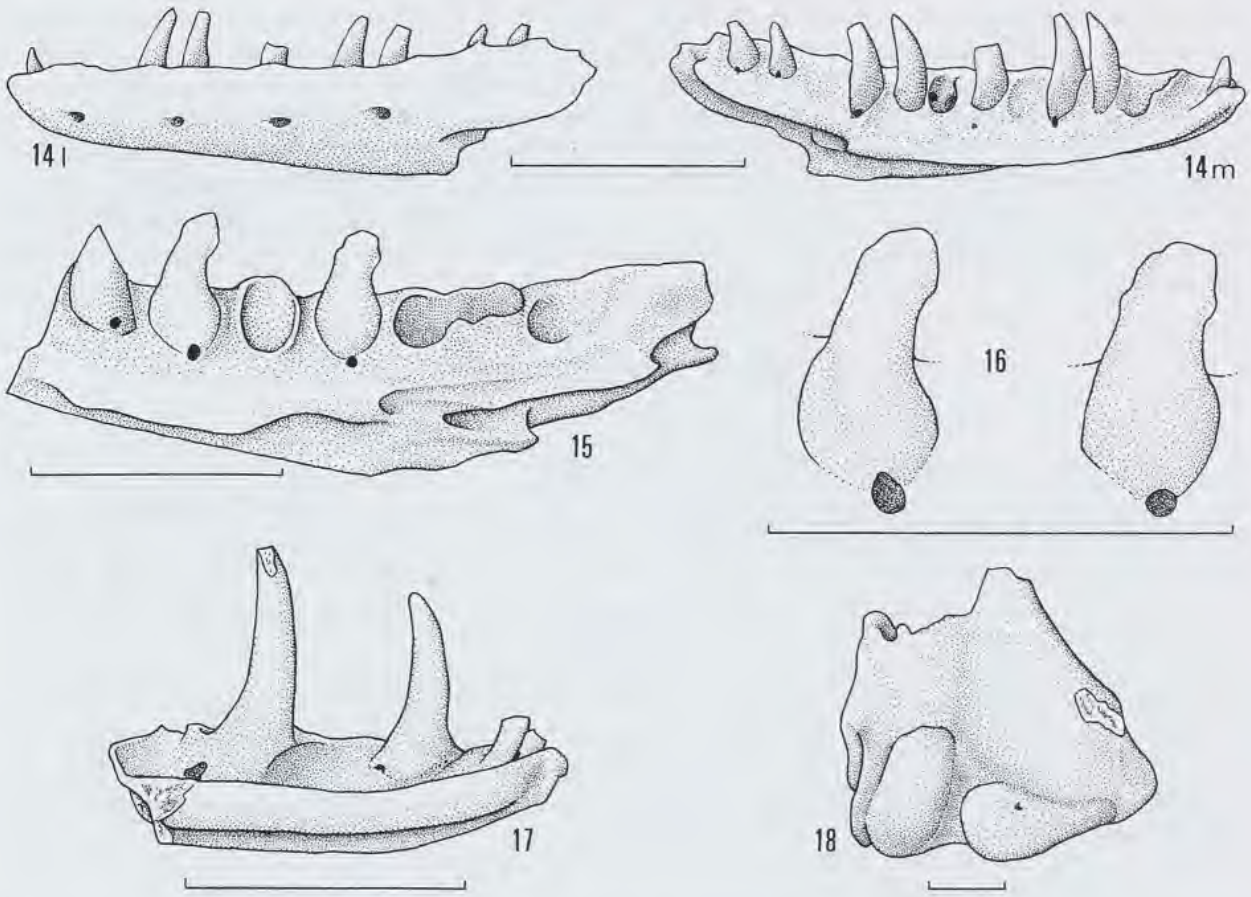


FIG. 14-18. — **14** : *Ophisaurus* sp. 1, dentaire gauche, Sa 23613 (l : face latérale ; m : face mésiale) ; **15** : *Ophisaurus* sp. 2, dentaire droit, Sa 23617, face mésiale ; **16** : *Ophisaurus* sp. 2, deux dents très grossies de Sa 23617 ; **17** : Anguimorphe *incertae sedis*, extrémité antérieure d'un dentaire gauche, Sa 23640, face mésiale ; **18** : Lacertilia indéterminé, extrémité distale d'humérus, Sa 23641, face antérieure. Échelle = 2 mm.

*FIGS 14-18. — **14** :* Ophisaurus *sp. 1, left dentary, Sa 23613 (l : lateral view ; m : medial view) ; **15** :* Ophisaurus *sp. 2, right dentary, Sa 23617, medial view ; **16** :* Ophisaurus *sp. 2, two teeth of Sa 23617, very magnified ; **17** : Anguimorpha* incertae sedis, *anterior part of a left dentary, Sa 23640, medial view ; **18** : indeterminate Lacertilia, distal part of a humerus, Sa 23641, anterior view. Scale bars represent 2 mm.*

ANGUIMORPHA *incertae sedis*

Fig. 17

MATÉRIEL. — Une extrémité antérieure de dentaire gauche (Sa 23640).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRES. — Deux foramens labiaux s'ouvrent sur la face latérale de ce fragment de dentaire. En vue linguale, le *sulcus meckeli* n'est exposé que ventralement (Fig. 17). Le plateau dentaire et la surface alvéolaire ne forment pas d'angle marqué entre eux, mais plutôt une surface continue et assez régulièrement concave dorso-mésialement. Les deux dents conservées sont subpleurodontes, très hautes, recourbées vers l'arrière, largement implantées sur le plateau dentaire par une base élargie qui s'étend jusque sur la lame horizontale. L'apex est très pointu. Aucune trace de striation n'apparaît sur les dents.

Malgré l'état très fragmentaire de ce fossile, on peut affirmer qu'il est unique chez les lézards par la hauteur des dents. L'allure du plateau dentaire et de la surface alvéolaire correspondent aux angui-

Source : MNHN, Paris

morphes. On trouve des dents de morphologie voisine de celle du fossile de Sansan chez certains Anguinae à dentition caniniforme et chez les Varanidae. Mais, dans cette dernière famille, les dents portent une striation basale caractéristique (présence de plicidentine). Ce sont finalement les Anguinae, plus précisément les membres du groupe *Ophisaurus harti-Anguis* qui possèdent les dents les plus proches du fossile de Sansan. Mais chez ces derniers, elles n'atteignent jamais la hauteur et l'allure extrêmement caniniforme de celles du fossile de Sansan, surtout qu'il s'agit ici des dents les plus antérieures.

Le dentaire est trop incomplet pour que l'on soit certain de la position systématique de ce fossile à l'intérieur des anguimorphes et pour autoriser la création d'un taxon nouveau, bien qu'il paraisse unique dans ce groupe.

LACERTILIA indéterminé

Fig. 18

MATÉRIEL. — Un fragment d'humérus (Sa 23641).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRES. — Une partie distale d'un humérus d'assez grande taille (largeur transversale = 8,1 mm) ne peut être attribuée avec certitude à aucune famille précise (Fig. 18). Le condyle radial s'aplatit latéralement alors que le condyle ulnaire, plus petit, est bombé. D'après LÉCURU (1969), cette morphologie est commune aux Lacertidae, Scincidae et Cordylidae, c'est-à-dire à une partie importante des Scincomorphes. L'entépicondyle (ou apophyse antéro-postérieure : LÉCURU, 1969), massif, s'étire latéralement alors que l'ectépicondyle est réduit. On retrouve cette morphologie chez les Scincidae, Lacertidae et Cordylidae, mais aussi chez les Varanidae dont l'entépicondyle se trouve être le plus proche de celui du fossile décrit puisqu'il se prolonge à la fois latéralement et ventralement.

Seul un humérus complet permettrait d'aller plus avant dans les comparaisons. Cet humérus représente le plus gros lézard tétrapode du gisement, c'est pourquoi il est intéressant de le signaler bien qu'il reste indéterminé.

AMPHISBAENIA Gray, 1844

Les amphisbaeniens sont des squamates apodes et fouisseurs-foreurs très fréquents dans le Tertiaire européen. Ils occupent l'Europe, de façon certaine, depuis le début du Tertiaire puisqu'ils sont présents dans le Sparnacien (MP 7) de Dormaal, en Belgique (HECHT & HOFFSTETTER, 1962). Un possible amphisbaenien a été signalé dans le Crétacé terminal (Maastrichtien) d'Espagne (ASTIBIA *et al.*, 1990) ; ce fossile espagnol serait le plus ancien amphisbaenien connu si cette attribution se confirmait, mais l'attribution est en réalité très douteuse. En Europe, ils se confinent actuellement à la péninsule ibérique.

Le groupe étant d'étude très difficile, peu de taxa ont été décrits en Europe : *Omoiotyphlops priscus* Rochebrune, 1884, de l'Éocène supérieur ou l'Oligocène français, *Palaeoblanus tobieni* Schleich, 1988 du Miocène inférieur (MN 1) d'Allemagne, *Omoiotyphlops gracilis* Rocek, 1984, du Miocène inférieur (MN 4) de la République tchèque, *Blanus antiquus* Schleich, 1985b, du Miocène moyen (MN 6) d'Allemagne. *Omoiotyphlops priscus* qui est fondé uniquement sur des vertèbres, éléments sans signification au niveau spécifique ou générique chez les amphisbaeniens, a été considéré à juste titre comme un *nomen dubium* par ESTES (1983) ; comme il s'agit de l'espèce-type du genre, le nom *Omoiotyphlops* ne devrait plus être utilisé. Cependant, ROCEK (1984) a attribué une espèce à ce genre (*O. gracilis*) ; pour des raisons pratiques (nous ne pouvons décider ici du statut générique de cette espèce), nous conservons ce genre pour l'espèce *O. gracilis* dont il sera question ci-dessous.

Tous ces fossiles ont en commun d'appartenir très certainement à une même famille, les Amphisbaenidae, et ils ont tous été rapprochés, ou au moins comparés, à des degrés divers, de l'actuel genre européen *Blanus* (HECHT & HOFFSTETTER, 1962 ; AUGÉ, 1990a, b).

Le matériel récolté à Sansan montre qu'il y existe au moins deux espèces appartenant aux Amphisbaenidae.

Source : MNHN, Paris

Famille AMPHISBAENIDAE Gray, 1865

La famille compte plus de 100 espèces réparties dans le sud de l'Amérique centrale, dans les îles caraïbes, en Amérique du Sud, dans la péninsule ibérique, au Moyen Orient et surtout en Afrique. Aucun caractère ostéologique dérivé ne permet de définir la famille, toutes les attributions de fossiles se basent sur des ressemblances morphologiques.

Genre *BLANUS* Wagler, 1830

La diagnose du genre ne repose pas sur des caractères ostéologiques.

ESPÈCE-TYPE. — *Blanus cinereus* (Vandelli, 1797), espèce actuelle de la péninsule ibérique, connue depuis le Pliocène supérieur d'Espagne et de France (BAILON, 1991).

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — *B. strauchi* Bedriaga, 1884, actuelle, Moyen Orient ; *B. mettetali* Bons, 1963 et *B. tingitanus* Busak, 1988, actuelles, Afrique du Nord ; *B. antiquus* Schleich, 1985b, Miocène moyen (MN 6), Allemagne.

Blanus sp.

Fig. 19

MATÉRIEL. — 23 dentaires (Sa 23642 à 23647).

DESCRIPTION. — Les dentaires sont petits (longueur de 3 à 4 mm). On compte trois foramens labiaux sur la face latérale. Le bord ventral forme une très nette angulation sous les troisième et quatrième dents. Sur la face linguale, le *sulcus meckeli* s'ouvre ventro-mésialement ; postérieurement, il est occupé par un septum intramandibulaire, échancré à l'arrière, qui se soude à la paroi du dentaire approximativement à mi-hauteur du *sulcus*. A la base du septum intramandibulaire, on distingue une facette d'attache pour le splénial, de forme triangulaire, élargie postérieurement. La lame horizontale se prolonge après le niveau de la dernière dent sur une longueur correspondant à près de deux positions dentaires. Cette lame horizontale s'élargit vers l'avant et elle forme une tubérosité mésiale assez marquée au niveau de la deuxième dent (comptée à partir de l'avant). Le processus coronoïde n'est conservé que sur deux dentaires et le processus supraangulaire est toujours brisé. La rangée dentaire comporte toujours 8 dents, la plus grande étant presque toujours la troisième ; cependant, ce peut être la cinquième ou la sixième. Les dents sont pleurodontes à subpleurodontes, elles s'évasent en direction de leur base, cette dernière étant élargie ; la première partie de la dent s'incline antérieurement puis l'apex, assez aigu, se recourbe souvent postérieurement, au moins sur les dents les plus hautes. Les bases dentaires restent assez éloignées du bord supérieur de la lame horizontale, mais sur quelques dentaires cette base jouxte ce bord. Les dents dépassent la crête dentaire sur près de 2/3 de leur hauteur.

COMMENTAIRES. — Les fossiles de Sansan paraissent très proches de *O. gracilis* du Miocène inférieur tchèque. Cependant des différences existent, bien qu'elles ne concernent que des détails. Sur les dentaires de *O. gracilis*, la partie dorsale du processus coronoïde porte une apophyse mésiale, ce caractère étant considéré comme diagnostique par ROCEK (1984). Cette apophyse manque sur les spécimens de Sansan. La lame horizontale des dentaires de Dolnice se prolonge peu vers l'arrière après le niveau de la dernière dent (sur une longueur correspondant à une position dentaire) ; cette distance atteint deux positions dentaires à Sansan. Le bord ventral du septum intramandibulaire se soude par un bord rectiligne à la paroi du dentaire. Ce bord s'arque légèrement vers le bas sur les fossiles de Sansan, disposition qui réduit la hauteur du *sulcus meckeli*. Enfin, la facette d'attache du splénial (visible à la base du septum intramandibulaire) garde des bords parallèles chez *O. gracilis* alors qu'ils divergent progressivement vers l'arrière sur les dentaires de Sansan.

Source : MNHN, Paris

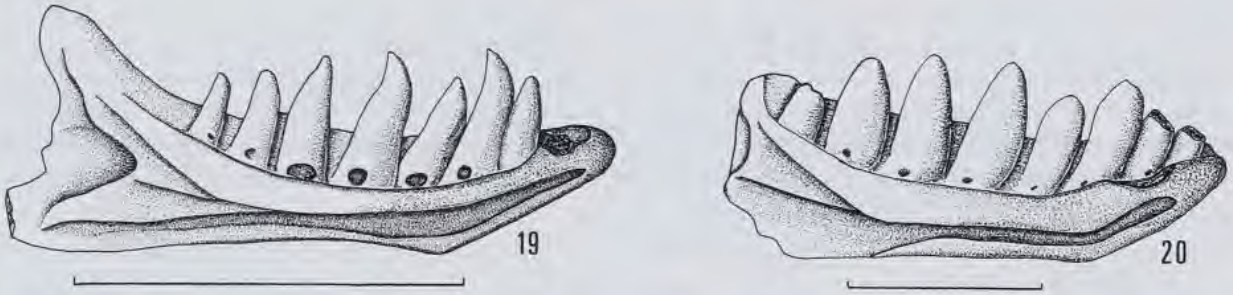


FIG. 19-20. — **19** : *Blanus* sp., dentaire gauche, Sa 23642, face mésiale ; **20** : Amphisbaenidé, gen. et sp. indét., dentaire gauche, Sa 23648, face mésiale. Échelle = 2 mm.

*FIGS 19-20. — **19** : Blanus sp., left dentary, Sa 23642, medial view ; **20** : Amphisbaenidae, gen. and sp. indet., left dentary, Sa 23648, medial view. Scale bars represent 2 mm.*

Il est difficile d'estimer la valeur de telles différences. On peut cependant remarquer qu'elles paraissent constantes sur les dentaires de Sansan, sauf sur l'un d'entre eux (Sa 23644), dont l'ensemble des caractères correspond justement à *O. gracilis*.

Les fossiles de Sansan et *O. gracilis* sont aussi extrêmement proches de *Blanus antiquus* du Miocène moyen d'Allemagne, d'ailleurs contemporain (MN 6) de Sansan. Les figures de SCHLEICH (1985b) montrent que *B. antiquus* possède une apophyse mésiale sur le processus coronoïde, caractère présent chez *O. gracilis*. La synonymie entre *O. gracilis* et *B. antiquus* peut donc être envisagée, l'espèce étant alors rapportée au genre *Blanus*. En effet, la morphologie de ces fossiles rappelle étroitement celle du genre actuel et il existe même moins de différences entre la forme fossile et l'espèce actuelle *B. cinereus* qu'entre cette dernière et l'actuel *B. strauchi*.

En résumé, si les différences relevées ci-dessus sont significatives, il existe deux espèces à Sansan. L'une, représentée par un seul dentaire (Sa 23644), appartiendrait à *O. gracilis* ou *B. antiquus*, étant entendu que ces deux espèces peuvent être synonymes ; l'autre, à laquelle appartiendraient tous les autres dentaires, serait alors une espèce distincte. Cependant, les Amphisbaenia restent mal connus ; en particulier, leurs variations n'ont jamais été étudiées. Il est fort possible qu'il n'existe qu'une seule espèce de *Blanus* à Sansan, espèce qui serait alors soit *O. gracilis*, soit *B. antiquus*, la question de la synonymie entre ces deux espèces restant ouverte.

AMPHISBAENIDAE, genre et espèce indéterminés

Fig. 20

MATÉRIEL. — 3 dentaires (Sa 23648, Sa 23650) et 1 maxillaire (Sa 23649).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRES. — Les dentaires (Fig. 20), bien qu'incomplets (partie postérieure brisée), sont deux fois plus grands que ceux de *Blanus* sp. du gisement ; leur longueur devait atteindre 7 mm. Cette grande taille ne semble pas être une simple variation à l'intérieur du genre *Blanus*, d'autant plus que d'autres différences apparaissent. La lame horizontale s'interrompt postérieurement presque au niveau de la dernière dent. L'échancrure postérieure du septum intramandibulaire atteint approximativement le niveau de la dernière dent, alors que, sur les dentaires de *Blanus* sp., elle s'avance moins, mais ce dernier caractère est difficile à évaluer en raison de l'état des os. L'angulation du bord ventral située sous la troisième dent (à partir de l'avant) est peu marquée, à tel point qu'elle s'efface presque complètement. Au nombre de 8, les dents sont subpleurodontes et relativement peu élevées ; leur base atteint le bord mésial de la lame horizontale et leur apex est assez obtus, au moins sur deux des dentaires (Fig. 20), le troisième portant des dent pointues.

Ces spécimens se distinguent donc assez nettement de *Blanus* sp., à la fois par leurs dimensions et leur morphologie. Certains caractères de leur dentition rapprochent ces fossiles de *Palaeoblanus tobieni*

Source : MNHN, Paris

Schleich, 1988, du Miocène inférieur d'Allemagne, dont les dents sont relativement courtes et à apex obtus. Ce dernier genre est aussi plus petit (longueur de 4 à 5 mm pour le dentaire) que la forme décrite ici, tout en étant un peu plus grand que le *Blanus* sp. de Sansan. Chez *Palaeoblanus*, c'est la première dent du dentaire qui est la plus développée, disposition unique que l'on ne retrouve pas sur les fossiles de Sansan. Malgré les caractères qui évoquent *Palaeoblanus*, les différences sont trop marquées pour permettre un rapprochement entre ce genre et les fossiles de Sansan. En outre, ces fossiles ne s'accordent pas avec les autres amphisbaenes du gisement (*Blanus* sp.). Il n'est pas possible d'établir si ces fossiles entrent dans les variations de *Blanus* ou s'il s'agit d'un genre différent. La réponse dépend encore une fois d'une meilleure connaissance des espèces actuelles.

AMPHISBAENIDAE indéterminables

MATÉRIEL. — Environ 800 vertèbres (Sa 23651 à Sa 23660).

Les nombreuses vertèbres d'amphisbaeniens trouvées à Sansan ne montrent pas de caractères diagnostiques au niveau spécifique ou générique. Cependant, on y reconnaît deux lots : de nombreuses vertèbres de petite taille et d'assez rares vertèbres de grande taille. Ceci confirme donc la présence d'au moins deux formes, de tailles différentes, à Sansan.

Toutefois, des vertèbres de taille intermédiaire existent et il n'est pas possible de séparer deux ensemble sur la base de la taille. Suivant la position que l'on accorde aux vertèbres de taille intermédiaire, regroupées avec les petites ou les grandes, nous pouvons simplement indiquer qu'il existe de 12 à 23 fois plus de petites vertèbres. Sur les plus grosses vertèbres, la largeur maximum au niveau des prézygapophyses atteint 4 mm alors que cette dimension descend à 1,1 mm sur les plus petites.

SERPENTES Linnaeus, 1758

LARTET (1851) a nommé deux espèces à Sansan : *Coluber sansaniensis* et *Vipera sansaniensis*. Cette dernière est un *nomen nudum*, mais l'autre espèce, valide, a connu une « histoire taxonomique » assez complexe. En effet, les syntypes sur lesquels était fondée *Coluber sansaniensis* comprenaient en réalité trois espèces maintenant attribuées aux genres *Natrix*, auquel il a fallu rapporter le nom d'espèce créé par LARTET (RAGE, 1981), *Coluber* et *Neonatrix* (voir ci-dessous : *Natrix sansaniensis*, *Coluber pouchetii* et *Neonatrix europaea*).

Quatorze espèces de serpents sont présentes à Sansan.

Famille BOIDAE Gray, 1825

La systématique des Boidae a connu de nombreuses modifications ces dernières années. Tels qu'ils sont conçus ici, ils correspondent aux Boidae de RAGE (1984, 1987b) d'où sont exclus les Tropidopheinae, Bolyeriinae et les Matsoiinae maintenant considérés comme des familles distinctes. Il s'agit donc, en fait, des Booidea de MCDOWELL (1987).

Avec environ 80 espèces, les Boidae occupent actuellement tous les continents, sauf l'Antarctique, dans les régions intertropicales ou tempérées chaudes, sud-est de l'Europe compris. Ils sont terrestres, fouisseurs, arboricoles ou plus ou moins aquatiques. Les plus anciens Boidae proviennent du Crétacé terminal (Maastrichtien) d'Amérique du Nord, Europe et Inde (RAGE, 1984).

Ostéologiquement, les Boidae se caractérisent aisément, pratiquement chaque os présentant des particularités propres à la famille. Ces caractères morphologiques sont cependant difficiles à exposer ; parmi les plus simples à présenter, citons l'absence de lobe latéral du supratemporal, l'absence d'hypapophyse sur les vertèbres dorsales moyennes et postérieures, la taille très réduite des processus prézygapophysaires et la présence de vestiges de ceinture pelvienne et de fémurs au moins chez les mâles.

Source : MNHN, Paris

Sous-famille ERYCINAE Bonaparte, 1831

Les serpents de cette sous-famille se distinguent des autres Boidae par la spécialisation de la partie antérieure de leur crâne et de leurs vertèbres caudales. Ces dernières, au moins les plus postérieures, possèdent une neurépine à sommet élargi, portent très généralement des apophyses supplémentaires et tendent à perdre leur zygosphène. La sous-famille occupe la partie nord de l'aire des Boidae. Elle comprend une douzaine d'espèces réparties en quatre genres. Deux genres occupent l'Ancien Monde ; ce sont des serpents fouisseurs, surtout en terrain sableux. Les deux autres genres vivent dans l'ouest de l'Amérique du Nord et sont terrestres. Les Erycinae pourraient remonter au Maastrichtien, mais des vertèbres caudales typiques n'ont pas été retrouvées au-delà de l'Éocène inférieur (RAGE, 1977).

Genre *ALBANERYX* Hoffstetter & Rage, 1972

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Vertèbres caudales non raccourcies, sans zygosphène et à neurépine élargie ; ptérapophyses très réduites (seules apophyses supplémentaires présentes). Vertèbres dorsales à neurépine épaisse et basse, à carène hémale très large et peu saillante. Carré large, à torsion faible et à insertion stapédiale interne.

ESPÈCE-TYPE. — *Albaneryx depereti* Hoffstetter & Rage, 1972. Miocène moyen (Astaracien) et peut-être inférieur (Orléanien, voir ci-dessous), France.

AUTRE ESPÈCE DU GENRE. — *A. volynicus* Zerova, 1989. Vallésien (MN 9), Miocène supérieur ; Gritsev, Ukraine.

Albaneryx depereti Hoffstetter et Rage, 1972

Albaneryx depereti Hoffstetter & Rage, 1972 : 105-107, fig. 9, pl. 1, figs 6-9. — RAGE, 1984 : 23, figs 14 A-D. — ZEROVA, 1989 : 34.

DIAGNOSE. — Les vertèbres caudales de *A. depereti* se distinguent de celles de *A. volynicus* par leurs ptérapophyses plus réduites et par l'épaississement moins fort des extrémités des pleurapophyses et des hémapophyses. Les vertèbres dorsales sont sensiblement plus allongées que celles de *A. volynicus*, leur neurépine conserve un bord postérieur bien défini alors que chez *A. volynicus*, il tend à se fondre dans le bord postérieur de l'arc neural.

HOLOTYPE. — Une vertèbre caudale postérieure (MNHN, LGA 1). La Grive (anciennes collections), Isère, France ; probablement Astaracien (ou peut-être Orléanien).

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Espèce connue à Sansan et à la Grive. Dans ce dernier gisement, l'espèce provient des fissures L7 et M (MN 7+8) mais aussi des anciennes collections qui peuvent inclure la zone MN 5. L'espèce est donc connue avec certitude dans les zones MN 6 et MN 7+8 (Astaracien), mais elle pourrait aussi être présente dans la zone MN 5 (Orléanien).

MATÉRIEL. — 88 vertèbres (Sa 1259 à Sa 1263, Sa 23661 à Sa 23664).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRES. — Les spécimens de Sansan s'accordent bien avec les fossiles décrits à la Grive (HOFFSTETTER & RAGE, 1972). A Sansan, la longueur du centrum de ce petit serpent atteint au maximum 3,1 mm. ZEROVA (1989), en décrivant *A. volynicus*, a attribué à *A. depereti* des caractères qu'elle a probablement déduits des figures de l'espèce française. Ainsi, elle a indiqué que chez *A. depereti*, le bord antérieur de la neurépine des vertèbres caudales s'incline postérieurement. C'est effectivement le cas sur l'holotype, mais sur d'autres vertèbres le bord est vertical (voire légèrement incliné antérieurement), comme chez *A. volynicus*. De même, la plus grande longueur du centrum supposée chez

Source : MNHN, Paris

A. depereti ne concerne pas toutes les vertèbres caudales. En revanche, les autres caractères distinctifs avancés par ZEROVA (1989) pour distinguer les deux espèces semblent valables.

Albaneryx et l'actuel *Lichanura* nord-américain sont les seuls Erycinae dont les vertèbres caudales ne sont pas fortement raccourcies et ne portent pas de nombreuses apophyses supplémentaires. L'ensemble des caractères vertébraux, y compris ceux des vertèbres dorsales, montrent que *Albaneryx* et *Lichanura* semblent étroitement apparentés. *Albaneryx* fait certainement partie des vertébrés qui, dans le Miocène européen, témoignent d'affinités avec la faune nord-américaine. Contrairement à la grande majorité des Erycinae, *Lichanura* n'est pas fouisseur mais simplement terrestre. On peut supposer qu'il s'agissait du mode de vie *d'Albaneryx*.

Famille COLUBRIDAE Oppel, 1811

Cette famille cosmopolite renferme plus de 1500 espèces correspondant à quelque 300 genres qui occupent tous les milieux. Les Colubridae sont connus depuis l'Éocène supérieur par un fossile de Thaïlande indéterminable au-dessous du niveau familial (RAGE *et al.*, 1992). Ils ne deviennent abondants qu'à partir du Miocène inférieur, période depuis laquelle ils ont supplanté les Boidae en tant que groupe dominant.

Ostéologiquement, il est pratiquement impossible de définir globalement la famille, bien que la morphologie de la plupart des os soit très caractéristique. Les seuls caractères pouvant être cités sont l'absence de crochets venimeux sur la partie antérieure du maxillaire (quand ils sont présents, ils s'implantent sur l'extrémité postérieure) et la morphologie vertébrale. Ce deuxième caractère ne peut pas être exposé ici, explication qui serait beaucoup trop longue et sortirait du cadre de ce travail. Toutefois, tout spécialiste reconnaît aisément les vertèbres de Colubridae. Signalons simplement, pour une distinction avec les Boidae, que les Colubridae possèdent des processus prézygapophysaires bien développés. En revanche, la reconnaissance des différents groupes internes à la famille s'avère très délicate sur la base de la morphologie vertébrale ; sur le plan zoologique, cette subdivision est tout aussi difficile et il n'existe aucun accord sur ce point.

Les paléontologues ont partiellement tourné cette difficulté en ne retenant que deux grands groupes de Colubridae : les « natricinés » et les « colubrinés ». Il s'agit d'une subdivision artificielle réalisée dans un but pratique. Les « natricinés » se caractérisent surtout par la présence d'hypapophyses sur toutes les vertèbres dorsales (c'est-à-dire situées avant le cloaque) ; s'y ajoutent quelques caractères indiqués ci-dessous dans la « définition » de cet ensemble. Chez les « colubrinés », les hypapophyses ne sont présentes que sur les premières vertèbres dorsales ; plus postérieurement, elles sont remplacées par une carène hémale qui peut d'ailleurs s'effacer totalement. La variabilité morphologique est beaucoup plus grande chez les « colubrinés » que chez les « natricinés ».

« NATRICINÉS »

Les vertèbres des « natricinés » se caractérisent par la face ventrale du centrum non convexe ventralement et bien limitée par des bords subcentraux (= *margines inferiores*) nets. Une hypapophyse est présente sur toutes les vertèbres dorsales. Un processus parapophysaire bien développé s'oriente antérieurement ou antéro-ventralement. Sous le bord ventral du cotyle, se situent généralement deux protubérances (nommées ici protubérances sous-cotylaires), qui donnent une forme subrectiligne ou concave ventralement au bord ventral du cotyle ; ces protubérances manquent parfois chez les petites espèces.

Source : MNHN, Paris

Genre *NATRIX* Laurenti, 1768

Il s'agit d'un genre actuel dont la diagnose ne repose pas sur des critères ostéologiques. Les vertèbres montrent une morphologie typique de « natriciné » et possèdent une neurépine assez haute à bords antérieur et postérieur surplombants (neurépine en forme de hache).

ESPÈCE-TYPE. — *Coluber natrix* Linnaeus, 1768, espèce actuelle (citée avec certitude, comme fossile, uniquement dans le Quaternaire), Eurasie et Afrique du Nord.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — 3 espèces actuelles (*N. natrix*, *N. maura*, *N. tesselata* ; Eurasie et nord de l'Afrique). Espèces fossiles : *N. mlynarskii* Rage, 1988, Oligocène probablement inférieur, France ; *N. sansaniensis* (Lartet, 1851), Miocène moyen (MN 6), France, et peut-être Miocène inférieur (MN 4) d'Allemagne ; *N. longivertebrata* Szyndlar, 1984, Miocène supérieur (MN 11) à Pliocène supérieur (MN 16), Autriche, Pologne et Ukraine, et peut-être Miocène moyen (MN 6-MN 7+8) en France et Miocène supérieur (MN 13) en Hongrie ; *N. parva* Szyndlar, 1984, Miocène supérieur (Turolien, MN inconnu), Pologne.

Natrix sansaniensis (Lartet, 1851)

Fig. 21, 22

pars Coluber Sansaniensis Lartet : 1851 : 40.
Pylmophis sansaniensis : ROCHEBRUNE, 1880, p. 282-283, pl. XII, fig. 11. — KUHN, 1963 : 29.
Pilemophis sansaniensis : LYDEKKER, 1888, p. 251.
Pylmophis sansanensis [sic] : MLYNARSKI, 1961, p. 33.
Natrix sansaniensis : RAGE, 1981, p. 538-540, fig. 1A. — RAGE, 1984 : 48-49, fig. 30A.

LECTOTYPE (désigné par RAGE, 1981). — Une vertèbre dorsale moyenne (MNHN, SA 9873). Sansan, Gers, France ; Astaracien (MN 6), Miocène moyen.

DIAGNOSE. — *Natrix* qui se distingue des autres espèces du genre, actuelles et fossiles, par sa plus haute neurépine et par la morphologie de son hypapophyse combinant une courbure antérieure non anguleuse et une extrémité distale pointue (avec, en ce qui concerne ce dernier caractère, un doute pour *Natrix mlynarskii* dont l'hypapophyse n'est pas connue). Diffère de *N. tesselata* et *N. parva* par ses surfaces articulaires prézygapophysaires non allongées. Se distingue des espèces actuelles et de *N. parva* par la présence d'une forte carène prolongeant antérieurement l'hypapophyse. Se différencie de *N. longivertebrata* et *N. mlynarskii* par ses bords subcentraux du centrum moins marqués. Diffère de *N. longivertebrata* par son zygosphène plus large.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — L'espèce n'est citée que dans le Miocène moyen de Sansan, mais *Natrix* aff. *N. sansaniensis* a été signalée dans le Miocène inférieur de Petersbuch 2, en Allemagne (SZYNDLAR & SCHLEICH, 1993).

MATÉRIEL. — Le lectotype (Sa 9873), 2 vertèbres (Sa 9874) et 3 côtes (Sa 23743) qui faisaient partie des syntypes de *Coluber sansaniensis* Lartet et qui sont donc désignés ici comme paralectotypes, et 331 vertèbres (Sa 9878, Sa 23665 à Sa 23670, Sa 23737, Sa 23738, Sa 23745).

DESCRIPTION. — Il s'agit d'une *Natrix* de taille moyenne (longueur du centrum comprise entre 2,4 et 5,1 mm). Les principaux caractères se retrouvent dans la diagnose ; en outre, l'espèce a déjà été décrite (RAGE, 1981). Toutefois, cette dernière description se basait sur les anciennes collections ; le matériel collecté au cours des fouilles récentes, mieux conservé, permet d'apporter quelques corrections à cette description. Ainsi, contrairement à ce qui avait été écrit, les processus prézygapophysaires et parapophysaires ne sont pas courts et trapus. Les processus prézygapophysaires sont variables, ils peuvent être semblables à ceux des espèces actuelles ou être beaucoup plus longs (Fig. 22) ; les processus parapophysaires, quant à eux, présentent une morphologie comparable à celle des *Natrix* actuelles. D'autre part, sur

Source : MNHN, Paris

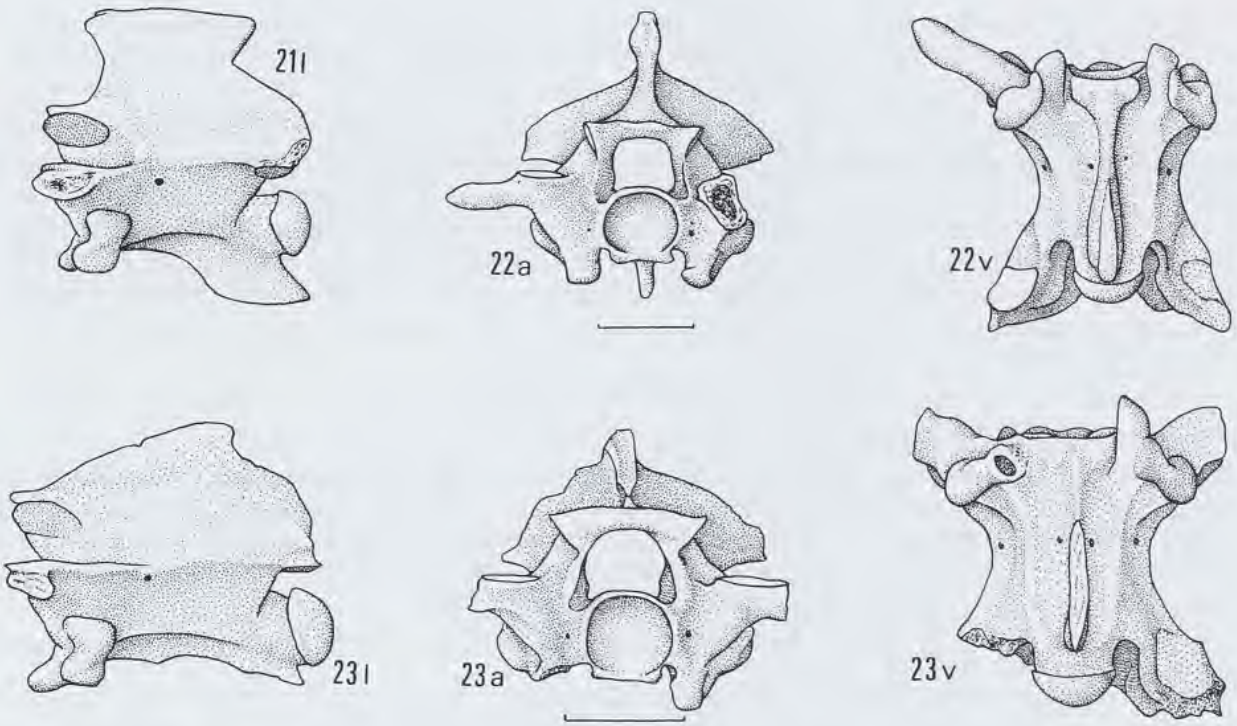


FIG. 21-23. — **21** : *Natrix sansaniensis*, vertèbre dorsale moyenne, Sa 23737 ; **22** : *Natrix sansaniensis*, vertèbre dorsale moyenne (avec variation maximum de la longueur du processus prézygapophysaire), Sa 23738 ; **23** : *Palaeonatrix* aff. *P. lehmani*, vertèbre dorsale moyenne, Sa 23739. (a : face antérieure ; l : face latérale ; v : face ventrale). Échelle = 2 mm.

*FIGS 21-23. — **21** : Natrix sansaniensis, mid-trunk vertebra, Sa 23737 ; **22** : Natrix sansaniensis, mid-trunk vertebra (with maximum variation of lenght of prezygapophyseal process), Sa 23738 ; **23** : Palaeonatrix aff. P. lehmani, mid-trunk vertebra, Sa 23739. (a : anterior view ; l : lateral view ; v : ventral view). Scale bars represent 2 mm.*

le matériel utilisé lors de la description originale, existe un bourrelet correspondant à une insertion musculaire entre la racine du bord antérieur de la neurépine et les prézygapophyses. La présence de ce bourrelet avait justifié la création du genre *Pylmophis* par ROCHEBRUNE (1880) ; ce bourrelet avait ensuite été conservé comme caractère spécifique, étant considéré comme plus saillant que chez les espèces actuelles (RAGE, 1981, 1984). Le nouveau matériel montre qu'en réalité ce bourrelet peut être très faible, quelle que soit la taille de la vertèbre. Ce caractère ne peut donc pas être utilisé comme caractère spécifique, d'autant plus qu'il existe chez d'autres serpents (par exemple *Natrix* aff. *N. longivertebrata* et *Palaeonatrix* aff. *P. lehmani*, présentes dans le gisement, chez qui il apparaît irrégulièrement).

COMMENTAIRES. — Nommée en 1851 par LARTET, décrite pour la première fois par ROCHEBRUNE en 1880 qui l'attribuait à son nouveau genre *Pylmophis*, l'espèce a été révisée et placée dans le genre actuel *Natrix* en 1981 seulement. Lors de cette révision (RAGE, 1981), *N. sansaniensis* était encore la seule espèce fossile du genre et aucune diagnose détaillée n'avait été fournie. Celle qui est donnée ci-dessus représente donc la première réelle diagnose de l'espèce.

Source : MNHN, Paris

Natrix longivertebrata Szyndlar, 1984

Natrix longivertebrata Szyndlar, 1984 : 71-80, fig. 27-29. — Bachmayer & Szyndlar, 1985 : 87-88, fig. 2. — Rage & Szyndlar, 1986 : figs 15-16. — Bachmayer & Szyndlar, 1987 : 30-31, fig. 3. — Redkozubov, 1989 : 209. — Szyndlar, 1991b : 239-240, 265, fig. 3.

Diagnose émendée. — *Natrix* qui se caractérise par le grand allongement de la vertèbre, surtout du centrum, un arc neural relativement peu voûté, une hypapophyse à bord antéro-ventral sigmoïde et dont la partie ventrale est longue, une carène nette prolongeant antérieurement l'hypapophyse, des processus parapophysaires forts et très saillants antérieurement, des bords subcentraux du centrum très marqués et saillants, des processus prézygapophysaires moyennement allongés. Basioccipital à processus basioccipital réduit et portant un bourrelet à la base du processus médian du condyle occipital. Articulaire *s.l.* similaire à celui de *N. natrix* mais pourvu d'une profonde fosse sous la partie postérieure de la lame latérale de la fosse mandibulaire.

Holotype. — Une vertèbre dorsale (ISiEZ, RKI-10000) ; Rebielice Królewskie I, Pologne ; Villanyien (MN 16), Pliocène supérieur.

Répartitions stratigraphique et géographique. — Miocène supérieur (MN 11) d'Autriche, Pliocène inférieur (MN 15) et supérieur (MN 16) de Pologne et Moldavie. L'espèce ou une forme très proche (*Natrix* aff. *N. longivertebrata*) est connue dans le Miocène moyen de Sansan (MN 6) et de la Grive (MN 7+8), et *Natrix* cf. *N. longivertebrata* a été citée dans le Miocène supérieur en Ukraine (MN 12 ; Szyndlar & Zerova, 1992) et en Hongrie (MN 13 ; Venczel, 1994).

Des différences apparaissant entre le matériel type et les fossiles de Sansan, ces derniers sont attribués à *Natrix* aff. *N. longivertebrata*.

Natrix aff. *N. longivertebrata*

Matériel. — 231 vertèbres (Sa 23671, Sa 23672 à Sa 23677).

Description. — Seules des vertèbres sont connues à Sansan. Elles présentent les caractères typiques des « natricinés ». La longueur du centrum varie de 2,8 à 6,8 mm. Ces vertèbres frappent par leur allongement, surtout apparent sur le centrum ; ce dernier, long et étroit, s'élargit très peu antérieurement. En outre, les bords subcentraux du centrum sont très forts. De nets sillons subcentraux contribuent à mettre en relief ces bords subcentraux qui deviennent ainsi très saillants sur certaines vertèbres. Il convient de noter que cette particularité des bords subcentraux se manifeste déjà sur les petites vertèbres ; apparemment, il ne s'agit donc pas d'un caractère lié à la taille. L'hypapophyse se prolonge antérieurement par une carène saillante s'élargissant sous le cotyle en une surface triangulaire qui contribue à la formation des protubérances sous-cotylaires. Entre ces protubérances et les parapophyses ne subsiste qu'un espace étroit. Les processus prézygapophysaires sont moyennement allongés, mais forts et aplatis dorso-ventralement. Le zygosphène est plutôt étroit. Il existe une épine épizygapophysaire.

Commentaires. — *Natrix longivertebrata* est fondée sur des vertèbres et pièces crâniennes du Pliocène supérieur (MN 16, Villanyien) de Rebielice Królewskie, en Pologne (Szyndlar, 1984). L'espèce a été retrouvée dans des niveaux plus anciens, jusqu'au Miocène supérieur (MN 11, Turolien), (Bachmayer & Szyndlar, 1985, 1987). Dans le Miocène moyen de la Grive (MN 7+8, Astaracien), figure une *Natrix* très proche de *N. longivertebrata* et qui pourrait être attribuée à cette espèce. Mais la forme de la Grive s'en distingue par sa plus grande taille, le moindre allongement relatif de son centrum, son arc neural plus voûté et ses sillons subcentraux moins profonds. Le plus faible allongement relatif du centrum et l'arc neural plus voûté sont certainement directement liés à la plus grande taille. Par conséquent la forme de la Grive ne se distingue de celle de la localité-type que par sa taille et la moindre profondeur des sillons subcentraux. Il est difficile d'estimer si ces différences ont une valeur spécifique, c'est pourquoi la *Natrix* de la Grive a été nommée *Natrix* aff. *N. longivertebrata* (Rage & Szyndlar, 1986).

Source : MNHN, Paris

Globalement, la forme de Sansan s'accorde avec celle de la Grive. Elle s'en distingue cependant par ses sillons subcentraux plus profonds sur certaines vertèbres (apparemment les dorsales postérieures) qu'à la Grive ; cette profondeur semble alors comparable à celle qui s'observe dans la localité-type. De plus, les fossiles de Sansan possèdent des épines épizygapophysaires alors qu'elles sont peu fréquentes à la Grive et manquent dans la localité-type. De petites différences séparent donc la forme de Sansan de celles de la localité-type et de la Grive, les plus grandes similitudes apparaissant avec ce dernier gisement. Comme ceux de la Grive, les fossiles de Sansan sont donc nommés *Natrix* aff. *N. longivertebrata*.

Les os crâniens de *N. longivertebrata* et de *N.* aff. *N. longivertebrata* de la Grive montrent que cette espèce est étroitement apparentée à l'actuelle *N. natrix* (SZYNDLAR, 1984 ; BACHMAYER & SZYNDLAR, 1987 ; RAGE & SZYNDLAR, 1986) et pourrait même se placer dans son ascendance directe (SZYNDLAR, 1991c). Il semble que se soit développée, au cours du Néogène, une lignée qui a abouti à l'espèce actuelle. La forme de Sansan correspond au plus ancien représentant de cette lignée.

Genre ***PALAEONATRIX*** Szyndlar, 1982

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Natriciné à vertèbres allongées, à neurépine basse, à centrum étroit et long, à bords subcentraux du centrum très marqués, dont l'hypapophyse, jamais très longue, est prolongée antérieurement par une forte carène qui atteint le bord du cotyle, dont les parapophyses se projettent nettement sous la limite ventrale du centrum, à processus parapophysaires bien développés et à protubérances sous-cotylaires peu volumineuses ou absentes.

ESPÈCE-TYPE. — *Palaeonatrix silesiaca* Szyndlar, 1982. Opole, Pologne ; Astaracien (MN 7+8), Miocène moyen.

AUTRE ESPÈCE DU GENRE. — *P. lehmani* (Rage & Rocek, 1983), Miocène inférieur (MN 4) en République tchèque et en Allemagne, et peut-être Miocène moyen (MN 6) en France.

SZYNDLAR (1982) et RAGE & ROCEK (1983) ont décrit indépendamment deux « natricinés » du Miocène d'Europe centrale, *Palaeonatrix silesiaca* et *Dolniceophis lehmani*. SZYNDLAR (1987), qui a réétudié cette seconde espèce, a montré que les deux genres sont synonymes.

Palaeonatrix lehmani (Rage et Rocek, 1983)

Dolniceophis lehmani Rage & Rocek, 1983 : 17-21, pl. I-II. — RAGE, 1984 : 46.
Palaeonatrix lehmani Szyndlar, 1987 : 60-62, fig. 5. — SZYNDLAR, 1991 b : 239, fig. 2. — SZYNDLAR & SCHLEICH, 1993 : 20-21, fig. 5.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Palaeonatrix* se distinguant de l'espèce-type par son canal neural en moyenne plus grand, son condyle et son cotyle en général plus petits, ses postzygapophyses plus étalées latéralement et par la présence d'épines épizygapophysaires.

HOLOTYPE. — Une vertèbre dorsale (KPUK n° 3930). Dolnice, République tchèque ; Orléanien (MN 4), Miocène inférieur.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *Palaeonatrix lehmani* n'est connue qu'à Dolnice, République tchèque, et à Petersbuch 2, Allemagne, deux gisements du Miocène inférieur (MN 4). *Palaeonatrix* aff. *P. lehmani* est présente dans le Miocène moyen (MN 6) en France (voir ci-dessous).

Les fossiles de Sansan diffèrent quelque peu du matériel de la localité-type ; c'est pourquoi ils sont rapportés à *Palaeonatrix* aff. *P. lehmani*.

Source : MNHN, Paris

Palaeonatrix aff. *P. lehmani*

Fig. 23

MATÉRIEL. — 99 vertèbres (Sa 23678 à Sa 23682, Sa 23739).

DESCRIPTION. — Ce « natriciné », de taille petite à moyenne (longueur du centrum comprise entre 2,8 et 4,4 mm), possède des vertèbres allongées et de construction relativement légère. Le canal neural est généralement grand, quoique sur quelques-unes des plus grandes vertèbres sa taille soit plus faible, devenant comparable à celui de *Palaeonatrix silesiaca*. Le zygosphène est mince et plus large que le cotyle, ce dernier (ainsi que le condyle) étant généralement petit ; cependant, sur certaines vertèbres la taille du cotyle et du condyle est voisine de celle connue chez *P. silesiaca*. Les parapophyses se projettent nettement sous la limite ventrale du centrum. Le processus prézygapophysaire est relativement court. En vue latérale, la neurépine apparaît longue et basse. Les paradiapophyses, à surfaces dia- et parapophysaire distinctes, se prolongent par un processus parapophysaire orienté antéro-ventralement. Aucune vertèbre n'a conservé son hypapophyse. En vue postérieure, l'arc neural est moyennement ou fortement voûté. En vue dorsale, l'axe des facettes prézygapophysaires s'oriente très obliquement. Les postzygapophyses s'étalent latéralement sous forme d'une lame. De petites épines épizygapophysaires sont présentes. La face ventrale du centrum est étroite et bien limitée par de forts bords subcentraux qui divergent très peu antérieurement. La carène qui prolonge antérieurement l'hypapophyse est saillante. Deux faibles protubérances sous-cotylaires apparaissent parfois mais elles manquent sur de nombreuses vertèbres.

COMMENTAIRES. — Les spécimens de Sansan sont un peu plus petits que ceux de la localité-type où la longueur du centrum peut atteindre 5 mm ; mais, globalement, la morphologie vertébrale correspond à celle de *P. lehmani*. En particulier, la plupart des vertèbres s'accordent avec la diagnose de l'espèce. Cependant, sur un nombre non négligeable de spécimens, la taille relative du canal neural, du cotyle et du condyle correspond plutôt à celle que l'on connaît chez *P. silesiaca*. Il existe aussi des intermédiaires entre la morphologie typique de *P. lehmani* et celle tendant vers *P. silesiaca*, ce qui interdit de donner la proportion des vertèbres correspondant, pour ces caractères, à la forme typique. SZYNDLAR (1987) a indiqué que, chez *P. lehmani*, les bords subcentraux du centrum (« subcentral ridges ») sont droits en vue latérale alors qu'ils sont arqués dorsalement chez *P. silesiaca* ; ce caractère n'est pas clair à Sansan où il semble intermédiaire. En raison de ces variations, cette *Palaeonatrix* de Sansan ne peut pas être attribuée de façon certaine à *P. lehmani*, c'est pourquoi elle est désignée comme *Palaeonatrix* aff. *P. lehmani*.

Les fossiles de Sansan sont, de toute façon, plus étroitement apparentés à l'espèce de Dolnice et Petersbuch 2, c'est-à-dire du Miocène inférieur (MN 4), qu'à celle d'Opole, stratigraphiquement plus proche (MN 7+8).

Genre ***NEONATRIX*** Holman, 1973a

DIAGNOSE. — Petit « natriciné » à hypapophyse courte.

ESPÈCE-TYPE. — *Neonatrix elongata* Holman, 1973a, Hemingfordien (Miocène inférieur) et Barstovien (Miocène moyen) ; USA.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — *N. magna* Holman, 1982, Barstovien (Miocène moyen), USA ; *N. nova* Szyndlar, 1987, Orléanien (MN 4, Miocène inférieur), République tchèque ; *N. natricoides* nov. sp., Astaracien (MN 6, Miocène moyen), France ; *N. europaea* Rage & Holman, 1984, Astaracien (MN 7+8, Miocène moyen) et peut-être Orléanien (MN 4, Miocène inférieur), France ; *N. crassa* Rage & Holman, 1984, Astaracien (MN 7+8, Miocène moyen), France.

Source : MNHN, Paris

Neonatrix natricoides nov. sp.

Fig. 24, 25

DIAGNOSE. — *Neonatrix* de taille moyenne qui se distingue des autres espèces par la forte extension antéro-postérieure de son hypapophyse et par sa neurépine, moyennement haute, à bords antérieur et postérieur surplombants. De plus elle diffère de *N. elongata* par sa neurépine plus haute, de *N. magna* par le plus grand allongement de ses vertèbres et par sa neurépine plus basse, de *N. europaea* par sa construction plus massive et ses processus prézygapophysaires plus courts, de *N. crassa* par ses diapophyses moins étendues et de *N. nova* par son zygosphène plus large.

HOLOTYPE. — Une vertèbre dorsale moyenne, probablement assez postérieure (MNHN, Sa 23683), Sansan, Gers, France ; Astaracien (MN 6), Miocène moyen.

DERIVATIO NOMINIS. — En raison de son apparence de *Natrix* due aux bords surplombants de sa neurépine.

MATÉRIEL. — L'holotype (Sa 23683) et 79 vertèbres (Sa 23684 à 23692).

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE. — L'holotype (Fig. 24) est une vertèbre dorsale moyenne, sans doute assez postérieure, qui répond aux dimensions suivantes : longueur du centrum = 3,1 mm, largeur du zygosphène = 1,9 mm, largeur de la constriction médiane de la vertèbre = 2,1 mm, diamètre du condyle = 1 mm.

En vue antérieure, le canal neural est subcirculaire et de taille moyenne. Un zygosphène mince et assez large le surmonte. Le cotyle, de diamètre comparable à celui du canal neural, est régulièrement circulaire ; deux protubérances sous-cotylaires contribuent à former un bord ventral subrectiligne. Les foramens paracotyliens s'ouvrent dans des dépressions bien marquées. En vue dorsale, la constriction moyenne est nette. Le zygosphène forme un large lobe médian peu proéminent. Les surfaces prézygapophysaires sont courtes, peu étendues et s'orientent obliquement. Les processus prézygapophysaires sont robustes mais courts. En vue latérale, la neurépine apparaît relativement haute ; elle possède des bords antérieur et postérieur surplombants qui évoquent le genre *Natrix*. La surface articulaire parapophysaire s'étire antérieurement vers le processus parapophysaire. Ce dernier, bien développé mais court, s'oriente antéro-ventralement. L'hypapophyse est courte mais elle s'étend fortement antérieurement, formant une lame à bord antéro-ventral régulièrement convexe ; son extrémité est arrondie. Sur le bord postérieur de l'arc neural, apparaissent de courtes épines épizygapophysaires. La face ventrale du centrum est assez étroite et limitée par des bords subcentraux nets. L'hypapophyse se prolonge par une carène qui s'élargit sous le cotyle en rejoignant les protubérances sous-cotylaires. En vue postérieure, l'arc neural est moyennement voûté. Le toit du zygantrum est très épais. De chaque côté du zygantrum se situent des foramens (deux à gauche et trois à droite).

VARIATIONS. — Les variations les plus notables concernent l'hypapophyse. Ses dimensions antéro-postérieures restent toujours importantes (Fig. 25). Sur les vertèbres dorsales les plus postérieures, l'hypapophyse se réduit nettement. La neurépine, élevée sur les vertèbres antérieures, s'abaisse sur les vertèbres plus postérieures ; mais sur les dernières dorsales elle reste cependant relativement haute et conserve des bords surplombants. Les épines épizygapophysaires, présentes sur l'holotype, n'existent pas sur toutes les vertèbres. Le nombre de foramens qui s'ouvrent de chaque côté du zygantrum varie. Il en existe 3 au plus et ils peuvent être absents ; de chaque côté, l'un des foramens est presque toujours beaucoup plus gros que les autres. La longueur du centrum varie de 1,9 à 3,9 mm.

COMMENTAIRES. — Cette *Neonatrix* se distingue aisément des autres espèces par la morphologie particulière de son hypapophyse et par sa neurépine qui rappelle les *Natrix*. Cette espèce n'est connue qu'à Sansan. Le gisement de la Grive, qui correspond à la zone MN 7+8 (et peut-être MN 5), et dont les *Neonatrix* ont été étudiées, a fourni deux espèces différentes (*N. europaea* et *N. crassa* ; RAGE & HOLMAN, 1984).

Source : MNHN, Paris

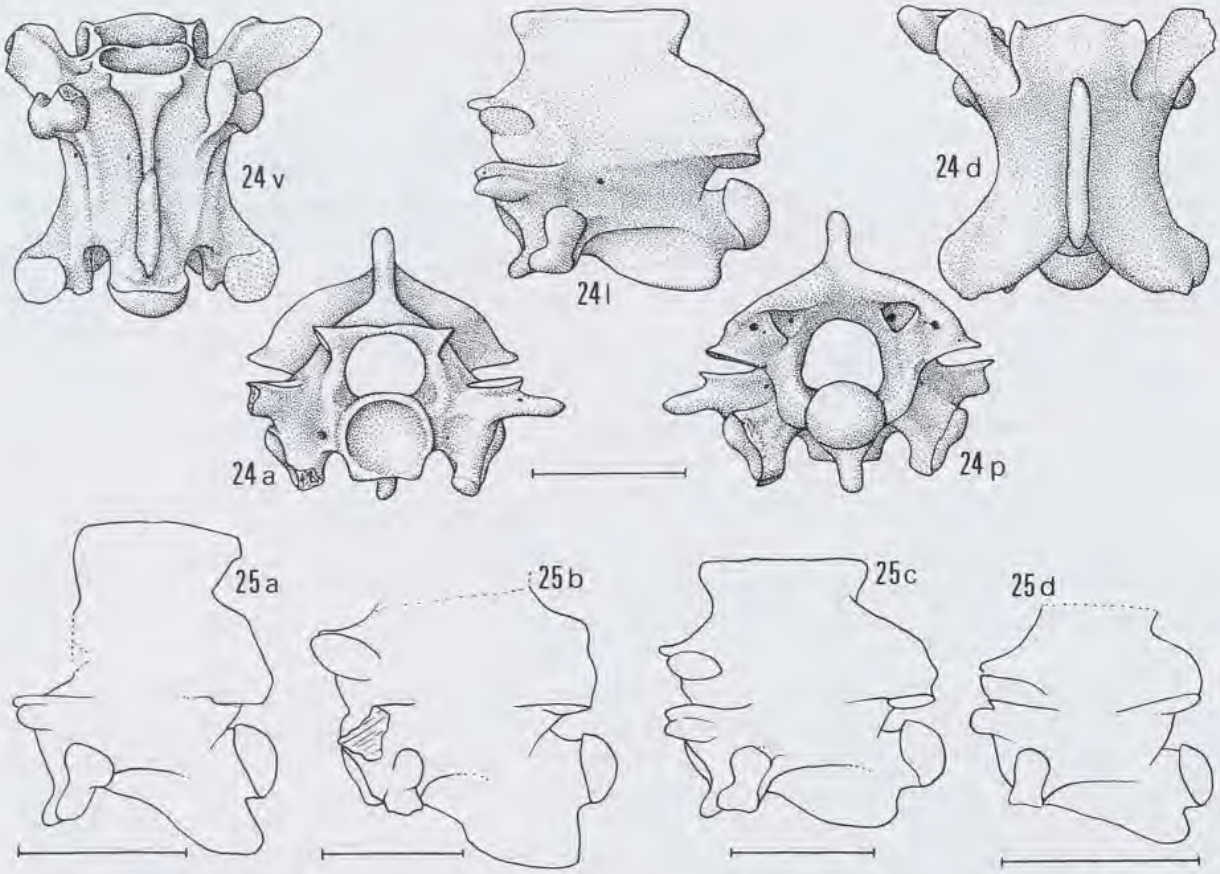


FIG. 24-25. — *Neonatrix natricoides* nov. sp. — **24** : holotype, vertèbre dorsale moyenne sans doute assez postérieure, Sa 23683 (a : face antérieure ; d : face dorsale ; l : face latérale ; p : face postérieure ; v : face ventrale) ; **25** : variation de la morphologie de l'hypapophyse en vue latérale (25a : vertèbre dorsale relativement antérieure, Sa 23684 ; 25b : vertèbre dorsale antérieure/moyenne ?, Sa 23685 ; 25c : vertèbre dorsale moyenne assez postérieure (holotype), Sa 23683 ; 25d : vertèbre dorsale postérieure, Sa 23686). Échelle = 2 mm.

FIGS 24-25. — Neonatrix natricoides *sp. nov.* — **24** : *holotype, mid-trunk vertebra, probably comparatively posterior, Sa 23683 (a : anterior view ; d : dorsal view ; l : lateral view ; p : posterior view ; v : ventral view) ;* **25** *: variation of the hypapophysis in lateral view (25a : trunk vertebra, comparatively anterior, Sa 23684 ; 25b : anterior/mid-trunk vertebra ?, Sa 23685 ; 25c : mid-trunk vertebra, comparatively posterior (holotype), Sa 23683 ; 25d ; posterior trunk vertebra, Sa 23686). Scale bars represent 2 mm.*

Neonatrix europaea Rage & Holman, 1984

Neonatrix europaea Rage & Holman, 1984 : 94-96, fig. 4. — SZYNDLAR, 1987 : 61. — SZYNDLAR & SCHLEICH, 1993 : 22.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *N. europaea* diffère des autres *Neonatrix* par sa structure vertébrale plus légère (grand canal neural) et ses processus prézygapohysaires plus allongés. Elle se distingue de *N. elongata* par son arc neural plus voûté et son hypapophyse un peu plus développée, de *N. magna* par ses vertèbres plus allongées, son arc neural moins voûté, les bords subcentraux de son centrum moins nets et son hypapophyse plus longue, de *N. crassa* par son zygosphène plus large et par ses diapophyses moins étendues, de *N. nova* par son arc neural moins voûté, son zygosphène plus large à lobe central moins aigu, de *N. natricoides* par son hypapophyse non étalée antéro-postérieurement et par le bord antérieur de sa neurépine non surplombant.

Source : MNHN, Paris

HOLOTYPE. — Une vertèbre dorsale moyenne (UCBL, n° 285008). La Grive (fissure M), Isère, France ; Astaracien (MN 7+8), Miocène moyen.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *N. europaea* n'est connue que dans l'Astaracien (Miocène moyen) de Sansan (MN 6) et de la Grive M (MN 7+8). Elle est peut-être présente dans l'Orléanien (MN 4, Miocène inférieur) de Vieux-Collonges. Il s'agit de trois gisements français.

MATÉRIEL. — 1 vertèbre (Sa 23742 b) qui faisait partie des syntypes de *Coluber sansaniensis* Lartet, et 36 vertèbres (Sa 23693 à Sa 23696).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRES. — Le matériel de Sansan s'accorde bien avec la description qui a été donnée de l'espèce (RAGE & HOLMAN, 1984). Il ne paraît pas nécessaire de la reprendre. Seule la diagnose demandait à être modifiée à la suite de la publication de *N. nova* (SZYNDLAR, 1987) et de la nouvelle espèce *N. natricoides*, ainsi que d'éléments nouveaux concernant *N. magna* (HOLMAN, 1987). Chez *N. europaea*, la longueur du centrum est comprise entre 1,7 et 3,1 mm, c'est-à-dire que la taille est comparable à celle de *N. natricoides*.

Le genre *Neonatrix* avait été brièvement signalé à Sansan, sans indication d'espèce, par RAGE & HOLMAN (1984). A cette époque, une seule vertèbre était connue. Le matériel maintenant disponible montre que cette *Neonatrix* est *N. europaea*.

« NATRICINÉS » indéterminés

MATÉRIEL. — 534 vertèbres (Sa 23728, Sa 23729, Sa 23730, Sa 23731).

De nombreuses vertèbres de « natricinés » n'ont pu être déterminées de façon plus précise. Leur nombre témoigne de l'importance du groupe dans le gisement.

« COLUBRINÉS »

Seules les vertèbres de la région dorsale antérieure possèdent des hypapophyses. Il s'agit du seul caractère vertébral pouvant être cité brièvement. Les variations qui affectent les vertèbres de ce « groupe » sont très étendues.

Genre ***COLUBER*** Linnaeus, 1758

Il n'existe aucune diagnose ostéologique pour ce genre dont le contenu est très discuté. SCHÄTTI (1986, 1988) a proposé de placer les espèces américaines et celles de l'Ancien Monde dans des genres différents. Certaines espèces européennes se retrouveraient dans un genre *Hierophis* mais d'autres resteraient provisoirement dans *Coluber*. Bien que ce point de vue s'appuie sur des caractères ostéologiques, en particulier vertébraux, il ne sera pas suivi ici pour des raisons pratiques ; le genre *Coluber* est compris au sens large dans le présent travail.

Remarque : l'attribution de la plupart des espèces fossiles rapportées au genre *Coluber* ne peut pas être réellement démontrée. Une telle attribution indique simplement que l'espèce fossile rapportée à *Coluber* est un « Colubriné » typique qui appartient à un groupe de genres étroitement apparentés, dont fait partie *Coluber* ; les limites entre genres ne se retrouvent pas vraiment sur la morphologie vertébrale (leur distinction sur le plan zoologique restant aussi souvent discutée).

ESPÈCE-TYPE. — *Coluber constrictor* Linnaeus, 1758. Espèce actuelle d'Amérique du Nord. Peut-être connue dès le Pliocène inférieur (HOLMAN, 1979).

Source : MNHN, Paris

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — 34 espèces actuelles (Amérique du Nord, Eurasie, Afrique au nord de l'équateur). 17 espèces fossiles ont été attribuées au genre (SZYNDLAR, 1991a), 5 étant des *nomina dubia* (RAGE, 1984). La plus ancienne est *Coluber cadurci* Rage, 1974 qui apparaît à l'Oligocène inférieur (France).

Coluber pouchetii Rochebrune, 1880

Fig. 26, 27, 28

pars Coluber Sansaniensis Lartet, 1851 : 40.
Tamnophis Pouchetii Rochebrune, 1880 : 281, pl. XII, fig. 9.
Sansanosaurus pouchetii Kuhn, 1939 : 21. — KUHN, 1963 : 30.
Tamnophis pouchetii Mlynarski, 1961 : 30.
Coluber pouchetii Rage, 1981 : 540-541, fig. 1 B. — RAGE, 1984 : 44.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Grand « colubriné » à vertèbres de type *Coluber*. Neurépine moyennement élevée à bord postérieur surplombant. Bord antérieur du zygosphène subrectiligne avec, fréquemment, une petite encoche médiane. Diapophyse occupant généralement une position décalée postérieurement. Carène hémale nette et saillante, jamais large, à extrémité postérieure élargie. Processus prézygapophysaires robustes, horizontaux ou s'orientant légèrement ventralement. Arc neural peu voûté, à bords postérieurs faiblement convexes ou subrectilignes en vue postérieure. Epines épizygapophysaires très faibles et pouvant être absentes.

SYNTYPES. — Six vertèbres et une extrémité proximale de côte (MNHN, SA 9872). Sansan, Gers, France ; Astaracien (MN 6), Miocène moyen.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *C. pouchetii* n'est connue qu'à Sansan.

MATÉRIEL. — Les syntypes (Sa 9872), 1 vertèbre (Sa 23742 a) qui faisait partie des syntypes de *Coluber sansaniensis* Lartet, et 241 vertèbres (Sa 23687, Sa 23699 à Sa 23703, Sa 23740).

DESCRIPTION. — Une description a déjà été fournie (RAGE, 1981), mais elle s'appuyait sur un matériel réduit. La quantité de vertèbres maintenant disponibles montre que les variations sont assez étendues, ce qui conduit à corriger partiellement cette précédente description et à proposer une nouvelle diagnose. Le bord antérieur de la neurépine n'est pas toujours surplombant ; il peut rester vertical. De plus, la partie antérieure du bord dorsal de la neurépine ne s'incline que rarement en direction ventrale ; ce bord dorsal est généralement rectiligne. La carène hémale n'est pas toujours aplatie ; sur les vertèbres dorsales moyennes, son bord ventral est quelque peu tranchant, surtout sur les spécimens qui n'ont pas atteint une très grande taille. L'aplatissement des processus prézygapophysaires n'apparaît pas toujours de façon évidente. En vue antérieure, le bord dorsal du zygosphène peut être légèrement convexe dorsalement ou droit. En vue dorsale, ce bord du zygosphène est subrectiligne ou faiblement concave entre les deux petits lobes latéraux ; il présente très souvent une petite encoche médiane. Cependant, sur les petits spécimens, le bord antérieur tend généralement à former une faible convexité. En vue postérieure, les bords dorsaux de l'arc neural ne sont que très faiblement convexes, voire subrectilignes. Une faible compression latérale affecte assez souvent le condyle et le cotyle. De petites protubérances sous-cotylaires peuvent être présentes. La diapophyse occupe le plus fréquemment une position assez postérieure et la parapophyse a tendance à s'étirer antéro-postérieurement.

Une seule vertèbre antérieure à hypapophyse bien développée est connue. Son arc neural et ses paradiapophyses montrent la morphologie typique de l'espèce (le zygosphène est cassé). L'hypapophyse présente la particularité d'être subverticale et d'avoir une extrémité qui tend à s'orienter antérieurement. Une telle orientation antérieure est connue chez les Colubridae mangeurs d'œufs et chez l'actuelle *Elaphe quatuorlineata* d'Europe.

C. pouchetii est le plus gros serpent de Sansan. La longueur du centrum atteint 8,8 mm ce qui indique un animal qui pouvait probablement dépasser 3 m.

Source : MNHN, Paris

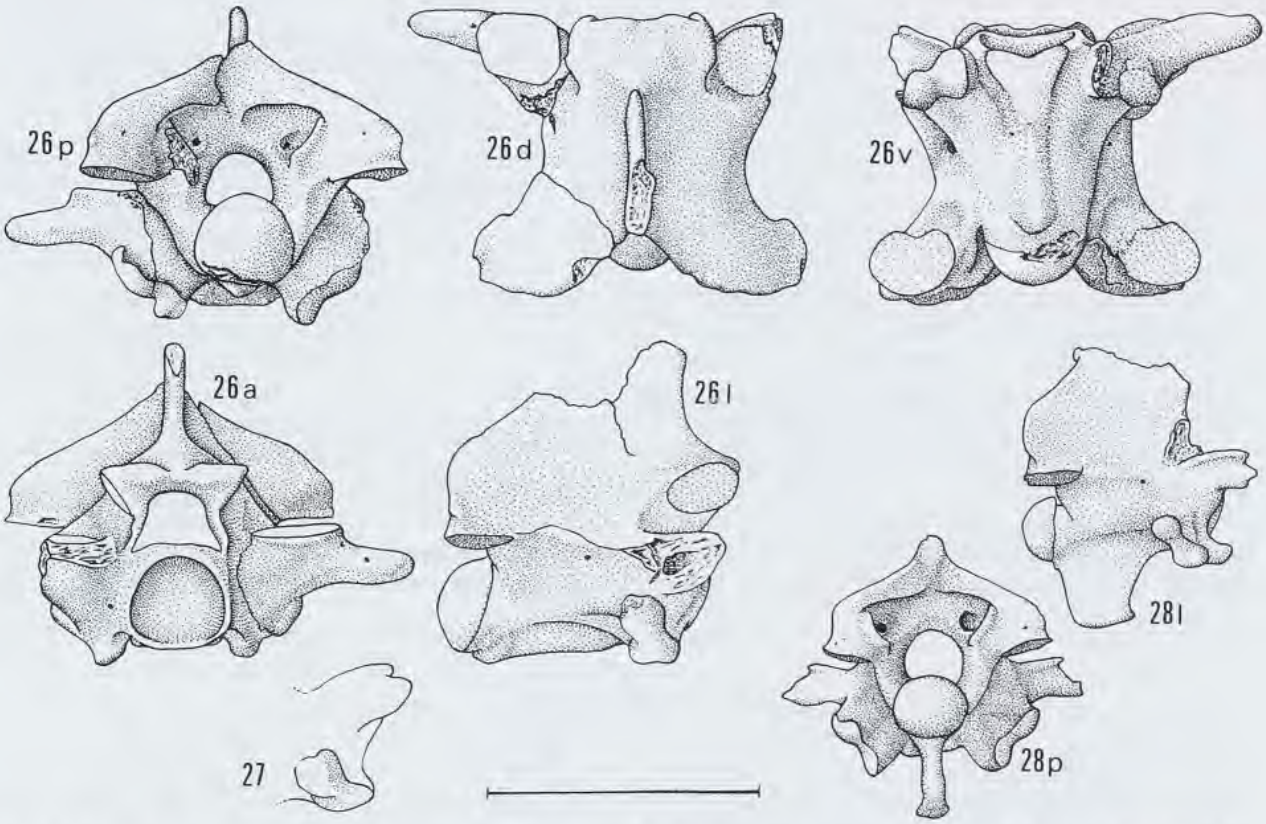


FIG. 26-28. — *Coluber pouchetii*. — **26** : vertèbre dorsale moyenne, Sa 23699 (a : face antérieure ; d : face dorsale ; l : face latérale ; p : face postérieure ; v : face ventrale) ; **27** : morphologie la plus fréquente de la paradiapophyse, Sa 23687 ; **28** : vertèbre dorsale antérieure, Sa 23740 (l : face latérale ; p : face postérieure). Échelle = 1 cm.

FIGS 26-28. — Coluber pouchetii. — ***26** : mid-trunk vertebra, Sa 23699 (a : anterior view ; d : dorsal view ; l : lateral view ; p : posterior view ; v : ventral view) ; **27** : most frequent morphology of the paradiapophysis, Sa 23687 ; **28** : anterior trunk vertebra, Sa 23740 (l : lateral view ; p : posterior view). Scale bar represents 1 cm.*

COMMENTAIRES. — Cette grande couleuvre présente une morphologie vertébrale qui correspond globalement à celle des genres du groupe *Coluber*, mais trois caractères méritent une certaine attention. Les bords postérieurs de l'arc neural, en vue postérieure, sont à peine convexes, ou même subrectilignes. Le cotyle et le condyle sont souvent légèrement comprimés latéralement. En vue dorsale, le bord antérieur du zygosphène est subrectiligne ou légèrement concave (sauf chez les petits spécimens) et porte souvent une petite encoche médiane. Ces trois caractères semblent caractéristiques de *Malpolon* (SZYNDLAR, 1988, 1991a ; BAILON, 1991), l'un des genres actuels du « groupe *Coluber* ». En outre, sur plusieurs vertèbres de *C. pouchetii*, la dimension antéro-postérieure de la parapophyse est supérieure à celle de la diapophyse ; il s'agit là d'une autre caractéristique de *Malpolon*. Cependant, l'espèce de Sansan se distingue de *Malpolon* par sa carène hémale moins étroite et par ses processus prézygapophysaires plus courts. D'autre part, la faible convexité des bords postérieurs de l'arc neural se retrouve chez *Coluber dolnicensis*, une grosse espèce (légèrement plus petite que *C. pouchetii*) du Miocène inférieur tchèque (SZYNDLAR, 1987). La morphologie de la paradiapophyse est aussi très comparable chez *C. pouchetii* et *C. dolnicensis*. Ces deux dernières espèces paraissent morphologiquement très proches. *C. dolnicensis* n'est malheureusement connue que par deux vertèbres et la comparaison avec l'espèce de Sansan est délicate. Les différences entre ces deux taxa semblent ténues. Chez *C. dolnicensis* la carène hémale forme un net ressaut derrière le cotyle sur les vertèbres dorsales moyennes ; ce même ressaut manque ou est très faible sur les dorsales moyennes de *C. pouchetii*, mais il est très net sur les dorsales postérieures de cette espèce

Source : MNHN, Paris

(aucune vertèbre postérieure n'est connue chez l'espèce tchèque). De plus, les surfaces zygapophysaires de *C. dolnicensis* tendent vers un contour plus ou moins rectangulaire, alors qu'à Sansan ce contour semble plus arrondi. Un matériel supplémentaire provenant de la localité-type de *C. dolnicensis* est indispensable pour reconnaître les relations entre ces deux espèces.

Coluber aff. *C. pouchetii*

MATÉRIEL. — 71 vertèbres (Sa 23704 à Sa 23707).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRES. — Parmi les *Coluber* de Sansan, figure un lot de vertèbres dont la taille correspond à celle des petites ou moyennes vertèbres de *C. pouchetii* (longueur maximum du centrum = 5,7 mm). Ces vertèbres ne se distinguent de celles de *C. pouchetii* que par leur arc neural plus voûté qui possède, par conséquent, des bords postérieurs nettement convexes en vue postérieure. Ce caractère pourrait conduire à considérer que ces vertèbres appartiennent à une espèce distincte. Mais on retrouve, sur ces spécimens, la même morphologie particulière des paradiapophyses et du bord antérieur du zygosphène que chez *C. pouchetii*. Il serait étonnant que l'association de ces deux caractères particuliers se retrouve chez deux espèces différentes à Sansan. Pourtant, un tel écart dans l'élévation de l'arc neural est important et il devrait correspondre à une différence spécifique. Il ne paraît pas possible de régler cette question à l'aide du matériel disponible et cette forme est simplement désignée sous le nom de *Coluber* aff. *C. pouchetii*.

Genre ***ELAPHE*** Fitzinger, 1833

Elaphe est un genre du « groupe *Coluber* », dont les vertèbres se distinguent très difficilement de celles de ce dernier. Les vertèbres typiques d'*Elaphe* sont généralement plus courtes et plus larges que celles de *Coluber*, relativement plus massives et à crête interzygapophysaire bien marquée (BAILON, 1991).

ESPÈCE-TYPE. — *Coluber quatuorlineatus* Lacépède, 1789. Espèce actuelle connue depuis le Pliocène supérieur (SZYNDLAR, 1991a) ; sud de l'Europe, actuellement.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — Une quarantaine d'espèces actuelles, Eurasie et Amérique du Nord. Espèces fossiles : *E. nebraskensis* Holman, 1964, Miocène moyen (Barstovien), USA ; *E. kansensis* (Gilmore, 1938), Miocène supérieur (Clarendonien), USA ; *E. buisi* Holman, 1973b, Miocène supérieur (Hemphillien), USA ; *E. kohfidischi* Bachmayer & Szyndlar, 1985, Miocène supérieur (MN 11 et ? MN 12), Autriche et ? Ukraine ; *E. algorensis* Szyndlar, 1985, Miocène supérieur (MN 13), Espagne ; *E. kormosi* (Bolkay, 1913), Miocène supérieur (MN 13), Hongrie ; *E. praelongissima* Venczel, 1994, Miocène supérieur (MN 13), Hongrie ; *E. pliocenica* Holman, 1968, Pliocène (Blancan), USA ; *E. paralongissima* Szyndlar, 1984, Pliocène supérieur (MN 16), Pologne ; *E. lobsingensis* (Heller, 1960), Pléistocène, Allemagne.

Elaphe sp.

MATÉRIEL. — 23 vertèbres (Sa 23708, Sa 23709).

Quelques vertèbres relativement courtes et à centrum nettement élargi antérieurement semblent appartenir à *Elaphe*. Presque toujours incomplètes, elles ne permettent pas de préciser l'espèce. Elles appartiennent à un serpent de taille modeste, la longueur du centrum atteignant 4,5 mm au maximum.

Source : MNHN, Paris

Genre *PALEOHETERODON* Holman, 1964

DIAGNOSE. — Petit « colubriné » à arc neural peu voûté, à neurépine basse, à carène hémale large, qui se distingue de l'actuel *Heterodon* par son arc neural un peu plus voûté et ses processus prézygapophysaires plus courts.

ESPÈCE-TYPE. — *Paleoheterodon tiheni* Holman, 1964. Miocène moyen (Barstovien) et Miocène supérieur (Clarendonien) ; USA.

AUTRE ESPÈCE DU GENRE. — *P. arcuatus* Rage & Holman, 1984. Miocène moyen (MN 6 et MN 7+8, Astaracien) ; France.

Paleoheterodon arcuatus Rage & Holman, 1984

Paleoheterodon arcuatus Rage & Holman, 1984 : 93-94, fig. 3.

DIAGNOSE. — *P. arcuatus* diffère de l'espèce-type par son arc neural légèrement plus voûté, ses sillons subcentraux moins profonds et ses diapophyses moins saillantes latéralement.

HOLOTYPE. — Une vertèbre dorsale (UCBL, n° 285001). La Grive (fissure M), Isère, France ; Astaracien (MN 7+8), Miocène moyen.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — L'espèce n'est connue que dans le Miocène moyen de Sansan (MN 6) et des fissures M, L7 et L5 de la Grive (MN 7+8), France.

MATÉRIEL. — 1 vertèbre (Sa 23710).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRES. — Une description détaillée de l'espèce a déjà été donnée (RAGE & HOLMAN, 1984). L'unique vertèbre de Sansan (longueur du centrum = 1,7 mm) correspond bien aux spécimens de la Grive, toutefois elle est légèrement plus aplatie dorso-ventralement. Cette différence ne semble pas suffisante pour exclure ce fossile de l'espèce.

Dans le gisement, une confusion peut éventuellement apparaître entre les vertèbres de *Paleoheterodon* et celles de *Texasophis* (voir ci-dessous), bien que celles de ce dernier soient plus allongées et plus aplaties dorso-ventralement, critère qui n'est pas toujours aisément perceptible (et difficilement quantifiable sur des fossiles). Le caractère le plus apparent permettant de distinguer ces deux genres est la forme des facettes articulaires des prézygapophyses : allongées chez *Paleoheterodon*, arrondies chez *Texasophis*.

Genre *TEXASOPHIS* Holman, 1977

DIAGNOSE. — Petit « colubriné » à vertèbres relativement allongées et basses, à arc neural peu voûté, à neurépine basse, à carène hémale forte et bien délimitée, et à bords subcentraux du centrum nets.

ESPÈCE-TYPE. — *Texasophis fossilis* Holman, 1977. Miocène moyen (Barstovien) ; USA.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — *T. galbreathi* Holman, 1984a, Oligocène moyen (Whitneyan ou Orellan), USA ; *T. bohemiacus* Szyndlar, 1987, Oligocène inférieur (MP 22) à Miocène inférieur (MN 4, Orléanien), Allemagne et République tchèque (SZYNDLAR, 1994) ; *T. meini* Rage & Holman, 1984, Miocène moyen (MN 6 et MN 7+8, Astaracien), France ; *T. wilsoni* Holman, 1984 b, Miocène supérieur (Clarendonian), USA.

Source : MNHN, Paris

Texasophis meini Rage & Holman, 1984

Texasophis meini Rage & Holman, 1984 : 91-93, fig. 2. — Szyndlar, 1987 : 63, 65. — Szyndlar, 1991a : 112. « undescribed species of *Texasophis* » : Holman, 1984a, p. 225, fig. 2.

Diagnose émendée. — *T. meini* se distingue de *T. fossilis* par le plus fort aplatissement dorso-ventral de ses vertèbres, par sa neurépine plus basse et son arc neural plus aplati. Diffère des autres espèces par sa carène hémale plus large ; de plus, se distingue de *T. galbreathi* par les faces articulaires de ses zygapophyses moins allongées et par les bords subcentraux de son centrum non rectilignes en vue latérale, de *T. wilsoni* par sa plus petite taille et les bords non surplombants de sa neurépine, de *T. bohemiacus* par le bord antérieur de son zygosphène formant un net lobe médian.

Holotype. — Une vertèbre dorsale (UCBL, n° 285002). La Grive (fissure M), Isère, France ; Miocène moyen (MN 7+8, Astaracien).

Répartitions stratigraphique et géographique. — L'espèce n'est connue que dans le Miocène moyen de Sansan (MN 6) et de la Grive M, L7 et L5 (MN 7+8), France.

Matériel. — 4 vertèbres (Sa 23711).

Description. — Les caractères de l'espèce donnés dans une description précédente (Rage & Holman, 1984) apparaissent clairement sur les spécimens de Sansan. En particulier, les vertèbres sont basses et allongées ; elles portent une neurépine elle-même longue et basse. Quelques différences se manifestent entre les spécimens de Sansan et de la Grive. Les vertèbres de Sansan sont plus petites ; la longueur du centrum varie entre 1,8 et 1,9 mm alors qu'à la Grive elle peut dépasser légèrement 4 mm. Toutefois, dans ce dernier gisement, existent aussi des vertèbres de taille comparable à celle de Sansan. A Sansan, la carène hémale semble un peu moins aplatie qu'à la Grive. Il convient de noter que l'holotype de *T. meini* possède une carène hémale très large, mais d'autres vertèbres de la Grive montrent une carène de largeur moindre. Si, sur les spécimens de Sansan, la largeur de la carène hémale est inférieure à celle de l'holotype, elle reste nettement supérieure à celle des autres espèces de *Texasophis*, à l'exception de *T. fossilis* probablement.

Commentaires. — Les quelques faibles différences relevées entre les spécimens de Sansan et la Grive ne s'opposent pas à l'inclusion des fossiles de Sansan à l'espèce.

Zerova (1987a) a signalé, sans commentaire, *Boiga* cf. *meini* dans le Miocène supérieur d'Ukraine, indiquant implicitement qu'elle considérait *Texasophis* comme un synonyme de l'actuel *Boiga* (Afrique, Asie méridionale, Australasie). D'après Szyndlar (1991a), qui cite une communication personnelle de Zerova, cette attribution reposerait sur une comparaison avec l'espèce actuelle *Boiga trigonatum* qu'il considère comme effectivement proche morphologiquement, mais non identique, de *T. meini*. Szyndlar a aussi fait remarquer l'hétérogénéité de la morphologie vertébrale de *Boiga*. Il conserve l'espèce fossile dans le genre *Texasophis*.

« COLUBRINÉS » indéterminés

Matériel. — 103 vertèbres (Sa 23732, Sa 23733, Sa 23734, Sa 23735, Sa 23736).

Une quantité relativement importante de vertèbres n'ont pas pu être déterminées en raison de leur état de conservation.

Source : MNHN, Paris

« COLUBRINÉ » *incertae sedis*

Nomen dubium

Genre ***SCAPTOPHIS*** Rochebrune, 1880

ESPÈCE-TYPE. — Seule espèce du genre : *Scaptophis miocenicus* Rochebrune, 1880, Sansan, Gers, France ; Astaracien (MN 6), Miocène moyen.

Scaptophis miocenicus Rochebrune, 1880 *nom. dub.*

HOLOTYPE (seul spécimen connu). — Une vertèbre dorsale (MNHN, Sa 9880). Sansan.

COMMENTAIRES. — ROCHEBRUNE (1880) a décrit *Scaptophis miocenicus* en se fondant sur une unique vertèbre. Il rapprochait ce serpent des Erycinae (Boidae). En fait, cet unique spécimen appartient à un Colubridé non-adulte. De plus, la vertèbre ne semble pas avoir subi de fossilisation comme l'ont déjà remarqué HOFFSTETTER (1955) et MLYNARSKI (1961). Il s'agit très certainement d'une vertèbre d'une couleuvre actuelle. Cette vertèbre, quelque peu roulée, ne permet pas de reconnaître à quel taxon plus précis elle appartient, on peut simplement indiquer qu'il s'agit d'un « colubriné ». Le nom *Scaptophis miocenicus* Rochebrune, 1880 est un *nomen dubium* (RAGE, 1984) et doit, de toute façon, être éliminé de la liste des fossiles de Sansan puisqu'il s'agit d'un serpent récent.

Famille ELAPIDAE Boie, 1827

La famille (« Hydropheinés » inclus) comprend actuellement plus de 250 espèces réparties en une soixantaine de genres (GOLAY *et al.*, 1993). Elle occupe les zones chaudes d'Amérique, d'Afrique (mais pas Madagascar), d'Asie et de la région australasienne. Les Elapidae peuvent être terrestres, aquatiques ou plus rarement arboricoles. Ce sont des serpents venimeux dont le maxillaire porte des crochets à venin sur son extrémité antérieure (protéroglyphes) ; une hypapophyse est présente sur toutes les vertèbres dorsales, bien qu'elle soit parfois extrêmement réduite sur les dernières dorsales. Les plus anciens Elapidae proviennent du Miocène inférieur (Orléanien d'Espagne et d'Allemagne, MN 4, et de France, MN 4/5 ; SZYNDLAR & RAGE, 1990 ; SZYNDLAR & SCHLEICH, 1993).

Genre ***MICRURUS*** Wagler, 1824

Il n'existe pas de diagnose reposant sur des caractères ostéologiques.

ESPÈCE-TYPE. — *Micrurus spixii* Wagler, 1824, espèce actuelle ; nord de l'Amérique du Sud et bassin de l'Amazone.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. — Une cinquantaine d'espèces actuelles, du sud des USA au nord de l'Argentine. Espèce fossile : *M. gallicus* Rage & Holman, 1984 ; Orléanien, Miocène inférieur, Allemagne et peut-être France, et Astaracien, Miocène moyen, France.

Micrurus gallicus Rage & Holman, 1984

Micrurus gallicus Rage & Holman, 1984 : 97-99, fig. 6. — SZYNDLAR & SCHLEICH, 1993 : 29-30, fig. 8. — SZYNDLAR & BÖHME, 1993 : 404.

DIAGNOSE. — Espèce comparable à l'actuel *M. fulvius* (Linnaeus, 1766), d'Amérique du Nord, mais dont les bords subcentraux du centrum sont moins nets, dont l'hypapophyse est un peu plus courte, dont les sillons subcentraux sont moins marqués et dont les processus prézygapophysaires sont plus longs.

Source : MNHN, Paris

HOLOTYPE. — Une vertèbre dorsale (UCBL, n° 285013). La Grive (fissure M), Isère, France ; Astaracien (MN 7+8), Miocène moyen.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *M. gallicus* est présent dans le Miocène inférieur de Petersbuch 2, en Allemagne (MN 4, Orléanien). En France, l'espèce est connue à Sansan et à la Grive M ; elle est peut-être présente à Vieux-Collonges et dans la fissure L5 de la Grive. En France, *M. gallicus* est donc connu avec certitude dans les zones MN 6 et MN 7+8 (Astaracien) et, avec doute, dans MN 4/5 de Vieux-Collonges (Orléanien, Miocène inférieur).

MATÉRIEL. — 6 vertèbres (Sa 23712, Sa 23713).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRES. — Les vertèbres disponibles à Sansan sont relativement incomplètes, mais elles s'accordent bien avec les spécimens de la Grive. La longueur de leur centrum est comprise entre 2,1 et 3,6 mm. Notons que leur hypapophyse est légèrement plus courte que celle de l'holotype puisque, postérieurement, elle n'atteint pas le niveau de l'extrémité du condyle. Cependant, cette morphologie est aussi connue à la Grive, en particulier sur les paratypes (UCBL, 285014 à 285016 ; RAGE & HOLMAN, 1984). L'inclusion des spécimens de Sansan à cette espèce ne pose donc pas de problèmes.

L'attribution à *Micrurus* s'appuie sur les similitudes vertébrales, mais tous les petits Elapidae (asiatiques en particulier) n'ont pas pu être comparés avec ces fossiles du Miocène français. Une telle comparaison pourrait remettre en question l'appartenance au genre *Micrurus* tel qu'il est actuellement défini. Il faut toutefois remarquer que MCDOWELL (1987) a suggéré l'inclusion de certaines de ces espèces asiatiques à *Micrurus*.

Famille VIPERIDAE Laurenti, 1768

Les Viperidae (Crotalinae inclus) renferment plus de 200 espèces pour une vingtaine de genres (GOLAY *et al.*, 1993). Ils se distribuent sur presque tous les continents (sauf l'Antarctique), mais n'atteignent pas les grands domaines insulaires comme Madagascar et l'Australie. Ce sont les solénoglyphes dont a été retiré l'énigmatique *Atractaspis* Smith, 1849. Ils se distinguent aisément sur le plan ostéologique : maxillaire très raccourci, basculant, portant un seul crochet fonctionnel, sans autres dents excepté les crochets de remplacement (système solénoglyphe) ; carré et ectoptérygoïde très allongés ; hypapophyse présente sur toutes les vertèbres dorsales ; arc neural aplati.

Les plus anciens Viperidae proviennent du Miocène basal (MN 1 ; Agenien = Aquitanien) de France et d'Allemagne (RAGE, 1984 ; SZYNDLAR & BÖHME, 1993). Ils sont connus uniquement par des vertèbres et des crochets à venin.

Genre *VIPERA* Laurenti, 1768

Le genre *Vipera*, compris au sens large (voir ci-dessous), regroupe plus de vingt espèces actuelles réparties en Eurasie et dans le nord de l'Afrique.

La monophylie de *Vipera* a été mise en doute (ASHE & MARX, 1988), toutefois le genre paraît relativement homogène morphologiquement ; il a simplement été subdivisé en deux, voire trois, groupes par différents auteurs dont les conceptions ne concordent d'ailleurs pas toujours. *Vipera* est parfois scindé en deux genres distincts : *Vipera* et *Pelias* pour ZEROVA *et al.* (1986). Mais une autre tendance est actuellement plus largement adoptée ; il s'agit de la subdivision en un groupe des *Vipera* « européennes » et un groupe des *Vipera* « orientales ». Ces dernières sont parfois placées dans le genre *Daboia* Gray, 1842 (OBST, 1983), le genre *Vipera* ne correspondant alors qu'aux espèces « européennes ». Certains retirent même de *Daboia* la plupart des espèces qu'ils placent dans le genre *Macrovipera* Reuss, 1927 (HERMANN *et al.*, 1992 ; GOLAY *et al.*, 1993). Pour des raisons pratiques, cette subdivision du genre *Vipera* ne sera pas

Source : MNHN, Paris

suivie ici. La partition entre *Vipera* et *Daboia* (ou *Daboia+Macrovipera*) pourrait correspondre à une réalité ; cependant, les relations entre toutes ces espèces et le statut de beaucoup d'entre elles n'étant pas définitivement établis, il paraît préférable, surtout d'un point de vue paléontologique, de ne pas utiliser une distinction générique mais d'utiliser une subdivision informelle en vipères « orientales » (correspondant à *Daboia*, *Macrovipera* et diverses espèces de *Vipera* s.s.) et vipères « européennes » comme l'ont fait SZYNDLAR (1987) puis BAILON (1991).

LARTET (1851) avait créé l'espèce *Vipera ? sansaniensis*, fondée sur des crochets venimeux, mais sans donner de description. De tels crochets ne permettent pas d'attribution sous le niveau familial. Il existe, en réalité, deux espèces de *Vipera* à Sansan ; elles se distinguent en particulier par leur taille, or LARTET n'a pas fourni de dimensions et le matériel dont il disposait est perdu ou non identifié ; il n'est donc pas possible de savoir à laquelle de ces deux espèces se rapportent les crochets de la description originale. *Vipera sansaniensis* est donc un *nomen nudum* (RAGE, 1984).

ESPÈCE-TYPE. — *Vipera aspis* (L., 1758), espèce actuelle, Europe occidentale.

AUTRES ESPÈCES DU GENRE. - Voir ci-dessous, leur distribution entre vipères européennes et vipères orientales.

? GROUPE DES VIPÈRES ORIENTALES

Les vipères orientales comprennent une dizaine d'espèces dont l'aire de répartition s'étend du sud-est de l'Europe au sud-est asiatique et en Afrique du Nord. Ostéologiquement, les différences apparaissent peu ; ces espèces, plus grandes que les européennes, possèdent des vertèbres plus courtes et plus larges que ces dernières, à surface ventrale moins convexe et limitée par des bords subcentraux plus nets.

Espèces : 9 espèces actuelles (*V. deserti*, *V. lebetina*, *V. mauritanica*, *V. palaestinae*, *V. raddei*, *V. xanthina*, *V. wagneri*, *V. russelli*, *V. schweizeri*). Espèces fossiles : *V. platyspondyla* Szyndlar, 1987, Orléanien (MN 4), Miocène inférieur, République tchèque et Allemagne ; *V. sarmatica* Ckhikvadze & Lungu, 1987, Vallésien (MN 9), Miocène supérieur, Moldavie ; *V. ukrainica* Zerova, 1992a, Vallésien (MN 9), Miocène supérieur, Ukraine ; *V. burgenlandica* Bachmayer & Szyndlar, 1987, Turolien (MN 11), Miocène supérieur, Autriche ; *V. gedulyi* Bolkay, 1913, Turolien (MN 13), Miocène supérieur, Hongrie ; *V. kuchurganica* Zerova, 1987b, Ruscinien (MN 14), Pliocène inférieur, Ukraine ; *V. maxima* Szyndlar, 1988, Ruscinien (MN 15), Pliocène inférieur, Espagne.

Vipera aegertica nov. sp.

Fig. 29-30

DIAGNOSE. — Espèce qui se caractérise par l'association, sur une même vertèbre, de sillons subcentraux bien marqués (caractère de vertèbre dorsale postérieure) et d'une grande hypapophyse à orientation subverticale (caractère de vertèbre dorsale moyenne ou antérieure). En outre, la neurépine est relativement basse, l'arc neural très aplati, les facettes articulaires des prézygapophyses ont un contour quadrangulaire et les processus prézygapophysaires sont courts.

HOLOTYPE. — Une vertèbre dorsale, probablement moyenne assez postérieure (Sa 23714). Sansan, Gers, France ; Astaracien (MN 6), Miocène moyen.

DERIVATIO NOMINIS. — De *Aegertius*, nom latin du Gers, rivière proche du gisement.

MATÉRIEL. — L'holotype (Sa 23714) et 20 vertèbres (Sa 23715, Sa 23716).

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE (Fig. 29). — L'holotype répond aux dimensions suivantes : longueur du centrum = 5,3 mm ; largeur du zygosphène = 3,5 mm ; largeur de la constriction médiane = 4 mm ; diamètre du condyle = 2,5 mm.

Source : MNHN, Paris

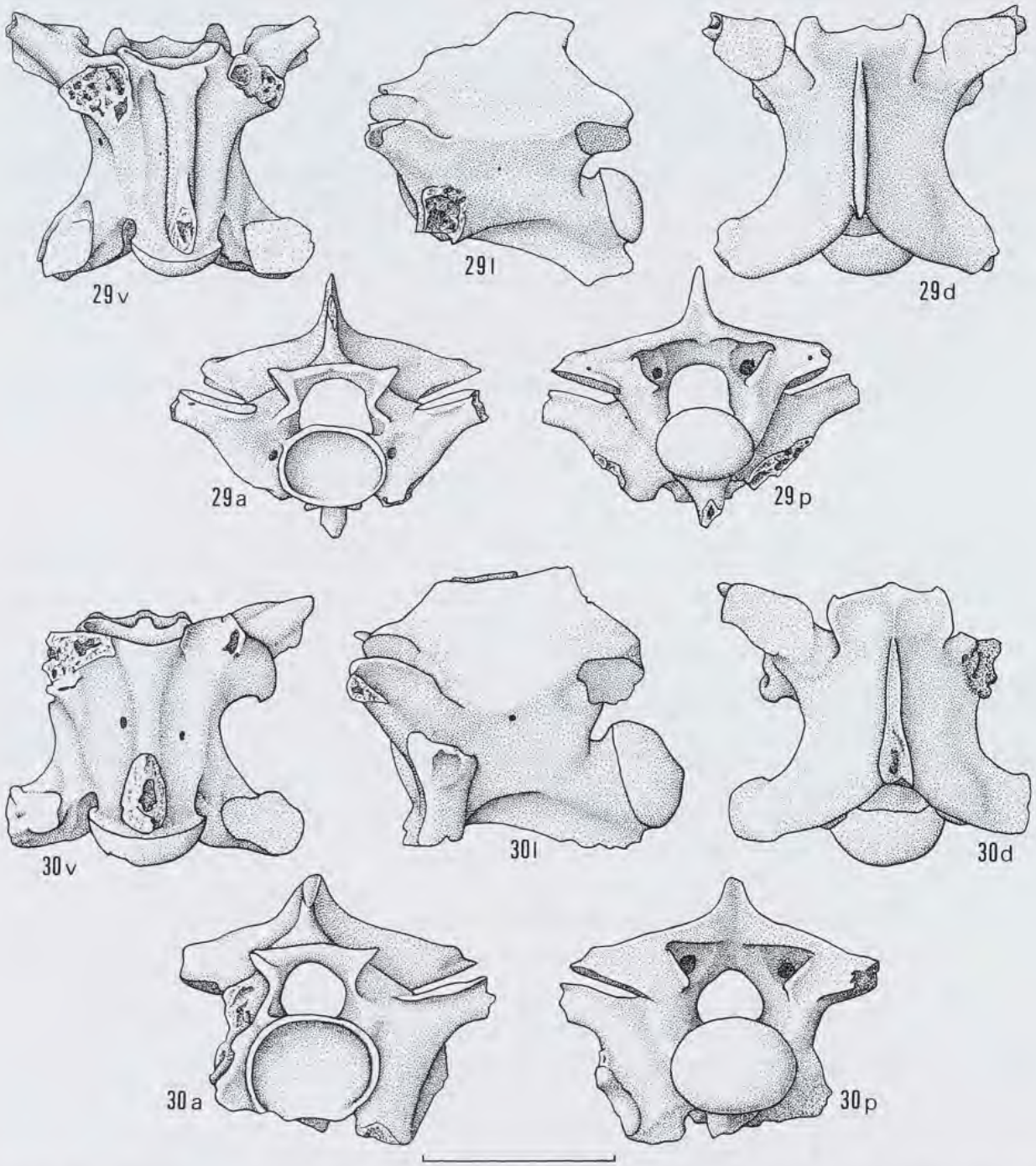


FIG. 29-30. — *Vipera aegertica* nov. sp. — **29** : holotype, vertèbre dorsale moyenne probablement assez postérieure, Sa 23714 ; **30** : vertèbre dorsale moyenne plus antérieure que l'holotype, Sa 23715. (a : face antérieure ; d : face dorsale ; l : face latérale ; p : face postérieure ; v : face ventrale). Échelle = 5 mm.

FIGS 29-30. — Vipera aegertica *sp. nov.* — **29** *: holotype, mid-trunk vertebra, probably rather posterior, Sa 23714 ;* **30** *: mid-trunk vertebra, more anterior than the holotype, Sa 23715. (a : anterior view ; d : dorsal view ; l : lateral view ; p : posterior view ; v : ventral view). Scale bar represents 5 mm.*

Source : MNHN, Paris

En vue antérieure, la vertèbre apparaît basse et large. Le zygosphène, mince, est très faiblement convexe dorsalement. Le grand cotyle, légèrement aplati dorso-ventralement, présente une largeur voisine de celle du zygosphène. Il existe deux petites protubérances sous-cotylaires. Le canal neural est relativement petit. Les foramens paracotyliens, petits, s'ouvrent dans des dépressions. Les prézygapophyses sont longues et s'inclinent en direction dorsale. Les deux processus prézygapophysaires sont brisés. En vue latérale, la vertèbre ne paraît pas très allongée. La neurépine est incomplète mais elle était relativement basse. Aucune des paradiapophyses n'est conservée. L'hypapophyse est brisée, mais la taille de sa base et son orientation nettement ventrale montrent qu'elle devait être longue et que la vertèbre n'est pas une dorsale postérieure. De très petites épines épizygapophysaires sont présentes. En vue postérieure, l'arc neural est très aplati ; ses bords dorsaux sont rectilignes. Le toit du zygantrum reste mince. Le condyle est relativement gros. En vue dorsale, la relative brièveté de la vertèbre apparaît nettement. Le zygosphène porte deux lobes latéraux très saillants, mais non aigus, et un faible lobe central. La neurépine, longue, atteint le toit du zygosphène. Les surfaces articulaires des prézygapophyses s'étirent latéralement et ont un contour subquadrangulaire. L'encoche médiane du bord postérieur de l'arc neural est peu profonde. En vue ventrale, le centrum est allongé, assez étroit et bien limité par des bords subcentraux nets. Des sillons subcentraux bien marqués et larges sont présents. L'hypapophyse se prolonge antérieurement par une carène qui atteint le cotyle.

VARIATIONS. — La longueur du centrum varie de 2,9 à 6,1 mm. Il n'existe aucune vertèbre possédant une neurépine haute. Sur les vertèbres qui occupaient une position plus antérieure que l'holotype (Fig. 30), le centrum s'élargit faiblement antérieurement et les sillons subcentraux manquent ; la surface ventrale est alors pratiquement plane et les bords subcentraux restent nets. Les protubérances sous-cotylaires sont absentes sur les vertèbres plus petites que l'holotype. L'arc neural reste toujours très aplati et, sur certaines vertèbres, ses extrémités postéro-latérales tendent à se relever, ce qui donne aux bords postérieurs de l'arc une forme très faiblement concave dorsalement. Les processus prézygapophysaires sont courts. Les paradiapophyses, conservées sur quelques vertèbres, sont massives, mais allongées dorso-ventralement avec une diapophyse assez étendue ; la limite entre dia- et parapophyse apparaît peu. Les processus parapophysaires, de longueur modérée, s'orientent antéro-ventralement. La morphologie du zygosphène varie peu.

COMMENTAIRES. — *Vipera aegertica* n'est connue que par des vertèbres incomplètes. Cependant, grâce à l'ensemble de ce matériel, tous les constituants vertébraux sont connus. Cette vipère devait atteindre une longueur totale de 1 m. La particularité la plus frappante est l'association, sur une même vertèbre (cas de l'holotype), de caractères de dorsale moyenne ou antérieure et de dorsale postérieure. En effet, sur une vertèbre comme l'holotype, la partie conservée de l'hypapophyse montre que cette dernière était grande ; de plus, elle s'oriente essentiellement ventralement et faiblement postérieurement. De telles hypapophyses existent sur les vertèbres dorsales moyennes ou antérieures ; sur les dorsales postérieures, l'hypapophyse est de taille relativement réduite et elle s'incline franchement postérieurement. En revanche, de profonds sillons subcentraux apparaissent sur le centrum de l'holotype ; de plus, ce centrum ne s'élargit pas antérieurement. Ces deux dernières caractéristiques sont la marque habituelle des vertèbres dorsales postérieures. On pourrait d'ailleurs supposer que l'holotype est une vertèbre dorsale postérieure possédant une hypapophyse de dorsale moyenne ; mais il semble plus vraisemblable de voir dans cette vertèbre, une dorsale moyenne. Chez *Vipera*, les sillons subcentraux, lorsqu'ils existent, n'apparaissent que sur les ultimes vertèbres dorsales. De plus, à l'exception de *V. antiqua*, ces sillons ne sont jamais profonds. Chez *V. antiqua* du Miocène inférieur (SZYNDLAR, 1987), de profonds sillons sont connus, mais ils ne sont peut-être présents que sur les dorsales postérieures. *V. antiqua* est une petite espèce du groupe des vipères européennes.

Les vertèbres de *V. aegertica* semblent plus allongées que celles des vipères orientales. En outre, la hauteur très modérée de la neurépine pourrait distinguer *V. aegertica* de ces dernières. Toutefois, il est difficile d'utiliser ce critère car la hauteur varie beaucoup dans une colonne vertébrale de vipère (haute sur les vertèbres antérieures, basse sur les postérieures) ; or, les rares vertèbres de l'espèce fossile dont la hauteur de la neurépine est connue occupent une position un peu incertaine dans le rachis.

Source : MNHN, Paris

L'attribution au groupe des vipères orientales n'est pas établie avec certitude. La taille de *V. aegertica* correspond à celle des grosses vipères européennes et des petites vipères orientales. L'allongement des vertèbres (difficile à quantifier sur les spécimens incomplets) est supérieur à celui qui s'observe généralement chez les vipères orientales. Cet allongement est, en revanche, inférieur à celui des vipères européennes. *V. aegertica* pourrait donc être considérée comme morphologiquement intermédiaire entre ces deux groupes. Cependant, l'arc neural est très fortement aplati, ses parties postzygapophysaires peuvent se redresser donnant ainsi aux bords postérieurs de l'arc neural une forme très légèrement concave dorsalement. Une telle morphologie est connue chez les vipères orientales mais elle peut être approchée par des espèces européennes. En revanche, la face ventrale du centrum de *V. aegertica*, plane et limitée par des bords subcentraux nets, ne semble s'accorder qu'avec les vipères orientales. *Vipera aegertica* est donc placée, avec réserve, parmi les vipères orientales.

GROUPE DES VIPÈRES EUROPÉENNES

Les « vipères européennes » regroupent une dizaine d'espèces actuelles qui se rencontrent surtout en Europe, mais aussi en Asie occidentale. Leurs vertèbres sont plus petites, plus allongées et plus étroites que celles des « vipères orientales ». La surface ventrale de leur centrum est convexe et mal limitée latéralement. Le groupe correspond à deux sous-genres d'après OBST (1983) : *Rhinaspis* Bonaparte, 1835 (ou complexe *aspis*, d'après GROOMBRIDGE, 1980) et *Vipera* (ou complexe *berus*, GROOMBRIDGE, 1980). D'après SZYNDLAR (1987), *Rhinaspis* possède des vertèbres cervicales à neurépine et hypapophyse plus longues, et des dorsales postérieures à neurépine plus développée que chez le second sous-genre, ce dernier regroupant des espèces plus petites.

Espèces : 13 espèces actuelles [*V. ammodytes* (Linnaeus, 1758), *V. aspis* (Linnaeus, 1758), *V. latastei* Bosca, 1878, *V. monticola* Saint-Girons, 1953, *V. pontica* Billing, Nilson & Sattler, 1990, qui formeraient le sous-genre *Rhinaspis* ; *V. barani* Boehme & Joger, 1983, *V. berus* (Linnaeus, 1758), *V. darevskii* Vedmederja, Orlov & Tunyev, 1986, *V. dinniki* Nikolsky, 1913, *V. kaznakovi* Nikolsky, 1909, *V. nikolskii* Vedmederja, Grubant & Rudaeva, 1986, *V. seoanei* Lataste, 1879, *V. ursinii* (Bonaparte, 1835) qui correspondraient au sous-genre *Vipera*]. Espèces fossiles (sans précision de sous-genre) : *V. antiqua* Szyndlar, 1987, Orléanien (MN 4), Miocène inférieur, République tchèque et Allemagne ; *V. meotica* Zerova, 1992b, Turolien (MN 12), Miocène supérieur, Ukraine ; *V. maghrebiana* Rage, 1976, Astaracien (MN 7+8), Miocène moyen du Maroc, pourrait se rattacher aux vipères européennes (SZYNDLAR, 1988).

Vipera sp.

MATÉRIEL. — 19 vertèbres (Sa 23717, Sa 23718).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRES. — Cette vipère se distingue de *V. aegertica* par sa plus petite taille (longueur du centrum comprise entre 1,8 et 4,5 mm), ses vertèbres moins larges, l'arc neural moins aplati et sa neurépine haute. L'unique dorsale postérieure disponible montre un allongement assez marqué. Ces caractères s'accordent bien avec les vipères européennes. La taille de ces vertèbres, relativement grandes pour une vipère européenne, et la longueur de l'hypapophyse de la seule dorsale très antérieure (= cervicale) connue indiquent que ce fossile appartient sans doute au complexe *aspis* (sous-genre *Rhinaspis*). L'état des spécimens ne permet pas de préciser la détermination.

Source : MNHN, Paris

VIPERIDAE indéterminés

Vipera sp.

MATÉRIEL. — 27 crochets (Sa 23719 à Sa 23722) et 43 vertèbres (Sa 23723 à Sa 23727).

Plusieurs crochets venimeux, indéterminables sous le niveau familial, et des vertèbres en mauvais état, sont simplement attribués au genre *Vipera*, seul genre de Vipéridé présent à Sansan. Il n'est même pas possible de préciser si ces spécimens se rapportent au groupe des vipères européennes ou orientales.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Sansan a fourni la plus riche et la plus diversifiée des faunes de squamates parmi celles qui ont été décrites. Il existe au minimum 26 espèces distinctes, toutes n'ayant pas pu être déterminées ; elles se répartissent en au moins neuf familles. La liste de faune s'établit ainsi :

Lacertilia
- Gekkonidae
  - genre et espèce indéterminés
- Lacertidae
  - *Amblyolacerta* sp.
  - *Lacerta* sp. 1
  - *Lacerta* sp. 2
- ? Lacertidae
  - *Edlartetia sansaniensis*
- ? Scincidae
  - Scincidé sp. 1
  - Scincidé sp. 2
- Anguidae
  - *Pseudopus laurillardi*
  - *Ophisaurus* sp. 1
  - *Ophisaurus* sp. 2
- Anguimorpha *incertae sedis*
  - genre et espèce indéterminés

Amphisbaenia
- Amphisbaenidae
  - *Blanus* sp.
  - genre et espèce indéterminés

Serpentes
- Boidae
  - *Albaneryx depereti*
- Colubridae
  - *Natrix sansaniensis*
  - *Natrix* aff. *N. longivertebrata*
  - *Palaeonatrix* aff. *P. lehmani*
  - *Neonatrix natricoides* nov. sp.
  - *Neonatrix europaea*
  - *Coluber pouchetii*
  - *Coluber* aff. *C. pouchetii*
  - *Elaphe* sp.
  - *Paleoheterodon arcuatus*
  - *Texasophis meini*
- Elapidae
  - *Micrurus gallicus*
- Viperidae
  - *Vipera aegertica* nov. sp.
  - *Vipera* sp.

En ce qui concerne les attributions familiales, il faut retenir que la présence de Scincidae n'est pas fermement établie ; les deux espèces rapportées à cette famille pourraient peut-être appartenir aux Cordylidae. D'autre part, il n'est pas possible de préciser l'attribution familiale d'un lézard, représenté par un unique fragment de dentaire et très particulier, simplement nommé ici « Anguimorpha *incertae sedis* ».

Source : MNHN, Paris

Parmi les espèces décrites auparavant à Sansan (LARTET, 1851), certaines ont été revalidées. *Lacerta sansaniensis* et *Anguis laurillardi* ont ainsi été redéfinis et réellement décrits pour la première fois ; ces deux espèces sont respectivement attribuées au nouveau genre *Edlartetia* (*E. sansaniensis*) et au genre actuel *Pseudopus* (*P. laurillardi*). Le nom spécifique *Coluber sansaniensis* avait été auparavant revalidé et rattaché au genre actuel *Natrix* (RAGE, 1981). *Tamnophis pouchetii*, décrit par ROCHEBRUNE (1880) est valide mais a été, précédemment (RAGE, 1981), transféré au genre *Coluber*. En revanche, plusieurs espèces décrites à Sansan par LARTET doivent être considérées comme des *nomina dubia* ; il s'agit de *Lacerta ponsortiana*, *L. bifidentata*, *L. philippiana*, *L. ambigua*, *Anguis bibronianus* et *A. acutidentatus*. La dernière espèce nommée par LARTET, *Vipera sansaniensis* est un *nomen nudum*. *Scaptophis miocenicus*, genre et espèce fondés par ROCHEBRUNE (1880), est un *nomen dubium* et correspond probablement à une couleuvre actuelle.

En raison de la relative rareté des travaux concernant les squamates du Néogène, cette faune apporte peu de renseignements d'ordre stratigraphique. De nombreux taxa, près du tiers, ne sont encore connus qu'à Sansan (*Edlartetia sansaniensis*, *Pseudopus laurillardi*, *Ophisaurus* sp. 2, « Anguimorpha *incertae sedis* », *Neonatrix natricoides*, *Coluber pouchetii*, *Vipera aegertica* et peut-être *Natrix sansaniensis*). Les autres taxa sont connus dans le Miocène européen, mais ils n'apportent pas de précisions quant à la position stratigraphique exacte du gisement ; ils montrent surtout des affinités avec ceux du Miocène inférieur d'Europe centrale, mais cela est dû au fait que, pour les lézards, les seules faunes complètes étudiées, en dehors de Sansan, proviennent de cette région. Aucune espèce actuelle, ou aucune forme très proche d'une espèce actuelle (à l'exception, peut-être, de *Blanus*), n'est présente à Sansan, ce qui distingue les squamates des amphibiens du gisement (RAGE & HOSSINI, présent volume).

Chez les serpents, on note la présence de plusieurs genres connus aussi en Amérique du Nord au Tertiaire (*Neonatrix*, *Paleoheterodon*, *Texasophis*, *Micrurus*, ce dernier étant encore présent actuellement en Amérique du Nord et du Sud). *Albaneryx*, connu dans le Miocène européen seulement, est étroitement apparenté à l'actuel *Lichanura* d'Amérique du Nord. *Albaneryx* et *Micrurus* pourraient être réellement originaires d'Amérique et auraient alors atteint l'Europe via l'Asie. Par contre, *Neonatrix* et *Paleoheterodon* pourraient être originaires d'Asie, continent à partir duquel ils auraient atteint l'Europe et l'Amérique. *Texasophis*, quant à lui, pourrait avoir suivi l'une ou l'autre voie (RAGE & HOLMAN, 1984). Quoi qu'il en soit, des affinités entre faunes d'Europe et d'Amérique du Nord au Miocène sont déjà connues chez les mammifères.

On remarque aussi un certain nombre d'absences : Agamidae, Varanidae (Lézards), Scolecophidia et Elapidae du groupe *Naja* (Serpents). Ces taxa, fréquents dans le Miocène, représentent des composants habituels des faunes terrestres de cette époque en Europe, en France en particulier, et sont connus dans des niveaux antérieurs et postérieurs à Sansan (HOFFSTETTER, 1955 ; ESTES, 1983 ; RAGE, 1984 ; SZYNDLAR & RAGE, 1990). Ces absences sont probablement liées à des problèmes paléoécologiques. Les « natricinés » dominent la faune de serpents ; chez ces derniers, ils représentent près de la moitié des espèces et 74,5 % des spécimens (compte tenu des « natricinés » et « colubrinés » indéterminés). Or, les « natricinés » sont des serpents aquatiques ou semi-aquatiques. La composition de cette faune s'accorde ainsi avec les reconstitutions du paléoenvironnement basées sur les mammifères (GINSBURG, 1963) : Sansan correspondrait à un lac, ou un marais, bordé d'une étendue sèche à sol ferme. Cette zone sèche explique la présence des nombreux lézards et serpents non « natricinés ». Potentiellement, cette zone sèche aurait pu héberger des représentants des quatre groupes « manquants » ; cette absence reste ainsi inexpliquée.

La dentition des différents taxa de lézards est, dans l'ensemble, assez uniforme ; elle correspond à des dents relativement serrées et le plus souvent munies de cuspides. Même *Ophisaurus* sp. 1, avec des dents grêles et peu caniniformes, tend vers ces caractéristiques. Ce type de dentition, qui domine à Sansan, est orienté vers un régime insectivore ou à base de petits arthropodes. Si la plupart des lézards présentent ce type de dentition, deux d'entre eux (*Edlartetia sansaniensis* et *Ophisaurus* sp. 2), possèdent des caractères dentaires très particuliers. Les dents de ces deux espèces, qui n'appartiennent pas à la même famille, sont rétrécies avant l'apex, morphologie unique dans leurs familles respectives, les Lacertidae (s'il

Source : MNHN, Paris

s'agit bien d'eux) pour *Edlartetia* et les Anguidae pour *Ophisaurus* sp. 2. Les causes d'une telle convergence, dans un même gisement, restent inconnues.

Cette convergence représente, avec l'absence des quatre taxa signalée ci-dessus, le principal problème posé par les squamates de Sansan.

REMERCIEMENTS

L. GINSBURG (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) nous a confié cette étude ainsi que l'essentiel des fossiles. Madame M. HUGUENEY (Université Claude Bernard, Lyon) nous a fourni un supplément de matériel. M.K. HECHT (Queens College, Flushing, NY) a commenté notre manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALCOVER, J., MOYÁ-SOLÁ, S. & PONS-MOYÁ, J., 1980. — Els estranys vertebrats de les Balears pre-humanes. *Ciencia (Revista Catalana de Ciencia y Tecnología)*, **4** : 35-38.

ALIFANOV, V. R., 1989. — Le plus vieux gekko (Lacertilia, Gekkonidae) du Crétacé inférieur de Mongolie. *Paleontogiceskij zurnal*, **1** : 124-126. (en russe).

ARNOLD, E. N., 1973. — Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia, Lacertidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, **25** : 291-366.

ARNOLD, E. N. & BURTON, J. A., 1978. — *A field guide to the Reptiles and Amphibians of Britain and Europe*. Collins, Londres.

ASHE, J.S. & MARX, H., 1988. — Phylogeny of the viperine snakes (Viperinae) : Part II. Cladistic analysis and major lineages. *Fieldiana* : Zool., n.s., **52** : 1-23.

ASTIBIA, H., BUFFETAUT, E., BUSCALIONI, A. D., CAPPETTA, H., CORRAL, C., ESTES, R., GARCIA-GARMILLO, F., JAEGER, J. J., JIMENEZ-FUENTES, E., LE LŒUFF, J., MAZIN, J. M., ORUE-ETXEBARRIA, X., PEREDA-SUBERBIOLA, J., POWELL, J. E., RAGE, J. C., RODRIGUEZ-LAZARO, J., SANZ, J. L. & TONG, H., 1990. — The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain) ; new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova*, **2** (5) : 460-466.

AUGÉ, M., 1986. — *Les Lacertiliens (Reptiles, Squamata) de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène européens*. Thèse 3° cycle Univ. Paris VI.

AUGÉ, M., 1987. — Les Cordylidae (Reptilia, Lacertilia) de l'Éocène français. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, **9**, C, 2 : 181-196.

AUGÉ, M., 1988. — Une nouvelle espèce de Lacertidae (Sauria, Lacertilia) de l'Oligocène français : *Lacerta filholi*. Place de cette espèce dans l'histoire des Lacertidae de l'Éocène supérieur au Miocène inférieur. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1988** (8) : 464-478.

AUGÉ, M., 1990a. — La faune de lézards et d'amphisbaenes (Reptilia, Squamata) du gisement de Dormaal (Belgique, Éocène inférieur). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique*, **60** : 161-173.

AUGÉ, M., 1990b. — La faune de Lézards et d'Amphisbaenes de l'Éocène inférieur de Condé-en-Brie (France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, **12**, C, 2 : 111-141.

AUGÉ, M., 1992. — Une espèce nouvelle *d'Ophisaurus* (Lacertilia, Anguidae) de l'Oligocène des phosphorites du Quercy. Révision de la sous-famille des Anguinae. *Paläontologische Zeitschrift*, **66** (1-2) : 159-175.

BACHMAYER, F. & SZYNDLAR, Z., 1985. — Ophidians (Reptilia : Serpentes) from the Kohfidisch fissures of Burgenland, Austria. *Annalen des Naturhistorischen Museum in Wien*, **87**, A : 79-100.

BACHMAYER, F. & SZYNDLAR, Z., 1987. — A second contribution to the ophidian fauna (Reptilia : Serpentes) of Kohfidisch, Austria. *Annalen des Naturhistorischen Museum in Wien*, **88**, A : 25-39.

BAILON, S., 1991. — *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne : mise en place et évolution des faunes*. Thèse Univ. Paris 7.

BARBADILLO, L.J., 1989. — Las Reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de los yacimientos Plio-Pleistocenicos de la cuenca de Guadix-Baza (Sudeste español). *In* : M.T. ALBERDI & F.B. BONADONNA (eds), *Geología y Paleontología de la cuenca de Guadix-Baza .Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario, Madrid*, **11** : 151-165.

BATE, D., 1919. — On a new genus of extinct muscardine rodent from the Balearic Islands. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1918 : 209-222.

BOETTGER, O., 1875. — Über die Gliederung der Cyrenenmergel-Gruppe im Mainzer Becken. *Bericht über die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft*, (1873-1874) : 50-102.

Source : MNHN, Paris

BOLKAY, S. J., 1913. — Additions to the fossil herpetology of Hungary from the Pannonian and Praeglacial periods. *Mitteilungen aus dem Jahrbuche der Königlichen Ungarischen geologischen Reichsanstalt*, **21** : 217-230.

BRUIJN, H. DE, MEULEN, A. J. VAN DER & KATSIKATOS, G., 1980. — The Mammals from the lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). *Proceedings of the Koningklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, **83** : 241-261.

BRUIJN, H. DE, DAAMS, R., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P., MORALES, J., HEINZMANN, E., MAYHEW, D. F., MEULEN, A. J. VAN DER, SCHMIDT-KITTLER, N. & TELLES ANTUNES, M., 1992. — Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy*, **26** (2/3) : 65-118.

CKHIKVADZE, V. M. & LUNGU, A. N., 1987. — *Vipera sarmatica* sp. nov. *In* : ZEROVA, G. A., LUNGU, A. N. & CKHIKVADZE, V. M. : Grandes vipères fossiles de la bordure nord de la Mer Noire et du Transcaucase. *In* : Recherches herpétologiques dans le Caucase (L. J. BORKIN éd.). *Akademija Nauk SSSR, Trudy Zoologiceskogo Instituta*, 1986 : 92-94 (en russe).

COPE, E. D., 1900. — The crocodilians, lizards and snakes of North America. *Annual Report, Smithsonian Institution 1898, U.S. National Museum*, 2 : 153-1294.

ESTES, R., 1969. — Die Fauna der Miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (CSSR) (Reptilia, Lacertilia). *Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, I (**178**) : 77-82.

ESTES, R., 1983. — Sauria terrestria, Amphisbaenia. *In* : P. WELLNHOFER ed., *Handbuch der Paläoherpetologie*, part **10A**. G. Fischer Verlag, Stuttgart.

ESTES, R., QUEIROZ, K. DE & GAUTHIER, J, 1988. — Phylogenetic relationships within Squamata. *In* : R. ESTES & G. PREGILL (eds), *Phylogenetic relationships of the lizard families*, Stanford Univ. Press : 119-281.

ESTES, R. & WILLIAMS, E. E., 1984. — Ontogenetic variations in the molariform teeth of lizards. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **4** (1) : 96-107.

FAHLBUSCH, V., 1973. — Die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den Eomyiden (Mammalia, Rodentia) Nordamerikas und Europas. *Mitteilungen der Bayerischen Staatsammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, **13** : 141-175.

FEJÉRVÁRY-LÁNGH, A. M. VON, 1923. — Beiträge zu einer Monographie der fossilen Ophisaurier. *Palaeontologia Hungarica*, **1** (7) : 123-220.

GAUTHIER, J., 1982. — Fossil xenosaurid and anguid lizards from the early Eocene formation Wasatch, southeast Wyoming, and a revision of the Anguioidea. *Contributions to Geology, University of Wyoming*, **21** (1) : 7-54.

GERVAIS, P., 1859. — *Zoologie et Paléontologie française*. 2nde édit., A. Bertrand, Paris.

GILMORE, C. W., 1928. — The fossil lizards of North America. *Memoirs of the National Academy of Sciences*, **22** : 1-197.

GILMORE, C. W., 1938. — Fossil snakes of North America. *Geological Society of America, special papers*, **9** : 1-96.

GINSBURG, L., 1963. — Les mammifères fossiles récoltés à Sansan au cours du XIXe siècle. *Bulletin de la Société géologique de France*, **5** : 3-15.

GINSBURG, L., 1972. — Valeur stratigraphique des Mammifères du Tertiaire. *Mémoires du B.R.G.M.*, **77** : 381-387.

GODINOT, M., BROIN, F. DE, BUFFETAUT, É., RAGE, J. C. & RUSSELL, D., 1978. — Dormaal : une des plus anciennes faunes éocènes d'Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, D, **287** : 1273-1276.

GOLAY, P., SMITH, H.M., BROADLEY, D.G., DIXON, J.R., MCCARTHY, C., RAGE, J.C., SCHÄTTI, B & TORIBA, M., 1993. — *Endoglyphs and other major venomous snakes of the World. A checklist*. Azemiops *S.A.*, Aïre-Genève.

GROOMBRIDGE, B. C., 1980. — *A phyletic analysis of viperine snakes*. Ph.D. Thesis, City of London Polytechnic/British Museum (natural history).

HECHT, M. K. & HOFFSTETTER, R., 1962. — Note préliminaire sur les amphibiens et les squamates du Landenien supérieur et du Tongrien de Belgique. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique*, **38** : 1-30.

HELLER, F., 1960. — Würmeiszeitliche und letztinterglaziale Faunenreste von Lobsing bei Neustadt/Donau. *Erlanger Geologische Abhandlungen*, **34** : 19-33.

HERMANN, H.W., JOGER, U. & NILSON, G., 1992. — Phylogeny and systematics of viperine snakes. III : Resurrection of the genus *Macrovipera* (Reuss, 1927) as suggested by biochemical evidence. *Amphibia-Reptilia*, **13** (4) : 375-392.

HOFFSTETTER, R., 1942. — Sur les restes de Sauria du Nummulitique européen rapportés à la famille des Iguanidae. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, **14** : 233-240.

HOFFSTETTER, R., 1946. — Sur les Gekkonidae fossiles. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, **18** : 195-203.

HOFFSTETTER, R., 1955. — Squamates de type moderne. *In* : J. PIVETEAU (éd.), *Traité de paléontologie 5*, Masson, Paris : 606-662.

HOFFSTETTER, R. & RAGE, J. C., 1972. — Les Erycinae fossiles de France (Serpentes, Boidae). Compréhension et histoire de la sous-famille. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, **58** : 81-124.

HOLMAN, J. A., 1964. — Fossil snakes from the Valentine Formation of Nebraska. *Copeia*, **4** : 631-637.

HOLMAN, J. A., 1968. — Upper Pliocene snakes from Idaho. *Copeia*, **1** : 152-157.

HOLMAN, J. A., 1970. — Herpetofauna of the Wood Mountain Formation (Upper Miocene) of Saskatchewan. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **7** (5) : 1317-1325.

HOLMAN, J. A., 1973a. — Reptiles of the Egelhoff local fauna (Upper Miocene) of Nebraska. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, **24** (12) : 125-134.

HOLMAN, J. A., 1973b. — A new Pliocene snake, genus *Elaphe*, from Oklahoma. *Copeia*, **3** : 574-580.

HOLMAN, J. A., 1977. — Amphibians and reptiles from the Gulf Coast Miocene of Texas. *Herpetologica*, **33** : 391-403.

Source : MNHN, Paris

HOLMAN, J. A., 1979. — A review of North American Tertiary snakes. *Publications of the Museum Michigan State University, Paleontological series*, **1**(6) : 203-260.

HOLMAN, J. A., 1982. — New herpetological species and records from the Norden Bridge fauna (Miocene : late Barstovian) of Nebraska. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*, **10** : 31-36.

HOLMAN, J. A., 1984a. — *Texasophis galbreathi*, new species, the earliest New World colubrid snake. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **3** (4) : 223-225.

HOLMAN, J. A., 1984b. — *Texasophis* (Reptilia : Serpentes), an addition to the Miocene (Clarendonian) of North America. *Copeia*, **3** : 660-661.

HOLMAN, J. A., 1987. — Herpetofauna of the Egelhoff site (Miocene : Barstovian) of North Central Nebraska. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **7** (2) : 109-120.

JORG, E., 1965. — *Ophisaurus acuminatus* nov. spec. (Anguidae, Reptilia) von den pontischen Wirbeltier-Fundstätte Höwenegg/Hegau. *Beiträge zur Naturkundliche Forschungen in Südwestdeutschland*, **24** (1) : 21-30.

KELLER, T., SULLIVAN, R. M. & HAUBOLD, H., 1991. — Fossil Anguid lizards from Geiseltal and Messel (Middle Eocene) of Germany : A comparison and assessment. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11** (3), supplement, p. 112.

KLEMBARA, J., 1979. — Neue Funde des Gattungen *Ophisaurus* und *Anguis* (Squamata, Reptilia) aus dem Untermiozänen Westböhmens (CSSR). *Vestník Ústredního ústavu geologického*, **54** : 163-169.

KLEMBARA, J., 1981. — Beitrag zur Kenntniss der Subfamilie Anguinae (Reptilia, Anguidae). *Acta Universitatis Carolinae - Geologica*, **2** : 121-168.

KOHRING, R., 1991. — Lizard egg shells from the Lower Cretaceous of Cuenca Province. *Palaeontology*, **34** (1) : 137-240.

KORMOS, T., 1911. — Der Pliozäne Knochenfund bei Polgárdi. *Földtani Közlony*, **41** : 1-19.

KUHN, O., 1939. — *Squamata : Lacertilia et Ophidia. Fossilium Catalogus, I : Animalia, pars 86*. Verlag G. Feller, Neubrandenburg.

KUHN, O., 1940. — Die Placosauriden und Anguiden aus dem mittleren Eozän des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina*, n.f., **8** : 461-486.

KUHN, O., 1963. — *Serpentes (Supplementum I). Fossilium Catalogus, I : Animalia, pars 103*. W. Junk, La Haye.

LARTET, E., 1851. — *Notice sur la colline de Sansan*. Annuaire du département du Gers, Auch.

LÉCURU, S., 1969. — Étude morphologique de l'humérus des Lacertiliens. *Annales de Sciences naturelles, Zoologie*, **11** : 515-558.

LYDEKKER, R., 1888. — *Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum N.H. Part I*. Taylor and Francis, Londres.

MARTIN, L. D., 1980. — The early evolution of the Cricetidae in North America. *University of Kansas Paleontological Contributions*, **102** : 2-42.

MCDOWELL, S. B., 1987. — Systematics. *In* : R.A. SEIGEL, J.T. COLLINS & S.S. NOVAK (eds), *Snakes : Ecology and evolutionary Biology*. McMillan, New York : 3-50.

MEIN, P., 1976. — Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. *Proceedings of the VIth Congress of the Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy* (J. SENES éd.), Bratislava, non paginé.

MESZOELY, C. A. M., ESTES, R. & HAUBOLD, H., 1978. — Eocene anguid lizards from Europe and a revision of the genus *Xestops*. *Herpetologica*, **34** : 156-166.

MLYNARSKI, M., 1961. — Serpents pliocènes et pléistocènes de la Pologne avec la revue critique des Colubridés fossiles. *Folia Quaternaria*, **4** : 1-45.

MLYNARSKI, M., SZYNDLAR, Z., ESTES, R. & SANCHIZ, B., 1984. — Amphibians and reptiles from the Pliocene locality of Weze II near Dzialoszyn (Poland). *Acta Palaeontologica Polonica*, **29** (3-4) : 209-226.

OBST, F. J., 1983. — Zur Kenntnis der Schlangengattung *Vipera* (Reptilia, Serpentes, Viperidae). *Zoologische Abhandlungen*, **38** (13) : 229-235.

PRESCH, W., 1988. — Phylogenetic relationships of the Scincomorpha. *In* : R. ESTES & G. PREGILL (eds), *Phylogenetic relationships of the lizards families*, Stanford University Press : 472-492.

RAGE, J. C., 1974. — Les serpents des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, **6** (3-4) : 274-303.

RAGE, J. C., 1976. — Les Squamates du Miocène de Beni Mellal, Maroc. *Géologie méditerranéenne*, **3** (2) : 57-69.

RAGE, J. C., 1977. — An Erycine snake (Boidae) of the genus *Calamagras* from the French Lower Eocene, with comments on the phylogeny of the Erycinae. *Herpetologica*, **33** (4) : 459-463.

RAGE, J. C., 1981. — Les Colubridae (Reptilia, Serpentes) du Néogène français. Le problème des espèces de Sansan. *Geobios*, **14** (4) : 537-542.

RAGE, J. C., 1984. — Serpentes. *In* : P. WELLNHOFER ed., *Handbuch der Paläoherpetologie, part 11*. G. Fischer Verlag, Stuttgart.

RAGE, J. C., 1987a. — Extinctions chez les Squamates (Reptiles) à la fin de l'Oligocène en France. Adaptations et modifications de l'environnement. *In* : É. BUFFETAUT, J.J. JAEGER & J.M. MAZIN (éds.), Les extinctions dans l'histoire des vertébrés. *Mémoires de la Société géologique de France*, **150** : 145-149.

RAGE, J. C., 1987b. — Fossil history. *In* : R.A. SEIGEL, J.T. COLLINS & S.S. NOVAK (eds), *Snakes : Ecology and Evolutionary Biology*. McMillan, New York : 51-76.

RAGE, J. C., 1988. — The oldest known Colubrid snakes. The state of the art. *In* : Z. SZYNDLAR (ed.), Festschrift for Marian Mlynarski. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **31** (13) : 457-474.

Source : MNHN, Paris

RAGE, J. C. & AUGÉ, M., 1993. — Squamates from the Cainozoic of the western part of Europe. A review. *Revue de Paléobiologie*, vol. spécial **7** : 199-216.

RAGE, J. C., BUFFETAUT, É., BUFFETAUT-TONG, H., CHAIMANEE, Y., DUCROCQ, S., JAEGER, J. J. & SUTEETHORN, V., 1992. — A colubrid snake in the late Eocene of Thailand : The oldest known Colubridae (Reptilia, Serpentes). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **314**, II : 1085-1089.

RAGE, J. C. & HOLMAN, J. A., 1984. — Des serpents (Reptilia, Squamata) de type nord-américain dans le Miocène français. Évolution parallèle ou dispersion ? *Geobios*, **17** (1) : 89-104.

RAGE, J. C. & HOSSINI, S., 2000. — Les Amphibiens du Miocène moyen de Sansan. *In* : L. GINSBURG ed., *La faune miocène de Sansan. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **183** : 177-217.

RAGE, J. C. & ROCEK, Z., 1983. — On *Dolniceophis lehmani* (Serpentes, Colubridae), a new fossil snake from the lower Miocene of Czechoslovakia. *Casopis pro Mineralogii a Geologii*, **28** (1) : 17-21.

RAGE, J. C. & SZYNDLAR, Z., 1986. — *Natrix longivertebrata* from the European Neogene, a snake with one of the longest known stratigraphic ranges. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1986** (1) : 56-64.

REDKOZUBOV, O.I., 1989. — Reptiles fossiles d'un gisement pliocène supérieur proche du village de Salchiya. *In* : *Voprosy gerpetologii, Sed'maya Vsesoyuznaya Gerpetologicheskaya Konferentsiya Avtoreferaty dokladov*, Kiev : 209-210 (en russe).

ROCEK, Z., 1984. — Lizards (Reptilia, Sauria) from the lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). *Rozpravy Ceskoslovenské Akademie Ved, Rada matematickych a prírodních Ved*, **94** : 3-69.

ROCHEBRUNE, A. T. DE, 1980. — Révision des ophidiens fossiles du Muséum d'Histoire naturelle. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle, Paris*, 2° sér., **3** : 271-296.

ROCHEBRUNE, A. T. DE, 1984. — Faune ophiologique des Phosphorites du Quercy. *Mémoires de la Société de Sciences naturelles de Saône-et-Loire*, **5** : 149-164.

SCHÄTTI, B., 1986. — Morphological evidence for a partition of the genus *Coluber* (Reptilia : Serpentes). *In* : Z. ROCEK (ed.), *Studies in Herpetology*. Charles University, Prague : 235-238.

SCHÄTTI, B., 1988. — *Systematik und Evolution der Schlangengattung* Hierophis *Fitzinger, 1843 (Reptilia, Serpentes)*. Inaugural Dissert. Erlang. Philos. Dokt. Univ. Zurich.

SCHLEICH, H. H., 1985a. — Zur Verbreitung tertiärer und quartärer Reptilien und Amphibien. I. Süddeutschland. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, **4** : 67-149.

SCHLEICH, H. H., 1985b. — Erstnachweis von Doppelschleichen (*Blanus antiquus* sp. nov.) aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, **4** : 1-16

SCHLEICH, H. H., 1987. — Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. — 7. Erstnachweis von Geckos aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands (Reptilia : Sauria, Gekkonidae). *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, **27** : 67-93.

SCHLEICH, H. H., 1988. — Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. — 8. *Palaeoblanus tobienii* nov. gen. nov. sp. – Neue Doppelschleichen aus dem Tertiär Deutschlands. *Paläontologische Zeitung*, **62** (1-2) : 95-105.

SCHMIDT-KITTLER, N. (ed.), 1987. — European reference levels and correlation tables. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, **10** : 15-31.

SULLIVAN, R. M., 1987. — *Parophisaurus pawneensis* (Gilmore, 1928), new genus of Anguid lizard from the Middle Oligocene of North America. *Journal of Herpetology*, **21** (2) : 115-133.

SZYNDLAR, Z., 1982. — Serpentes : 112-117. *In* : M. MLYNARSKI, Z. SZYNDLAR, R. ESTES & B. SANCHIZ (eds). *Lower vertebrate fauna from the Miocene of Opole (Poland). Estudios geológicos*, **38** : 103-119.

SZYNDLAR, Z., 1984. — Fossil snakes from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **28** (1) : 1-156.

SZYNDLAR, Z., 1985. — Ophidian fauna (Reptilia, Serpentes) from the uppermost Miocene of Algora (Spain). *Estudios geológicos*, **41** : 447-465.

SZYNDLAR, Z., 1987. — Snakes from the lower Miocene locality of Dolnice (Czechoslovakia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **7** (1) : 55-71.

SZYNDLAR, Z., 1988. — Two new extinct species of the genera *Malpolon* and *Vipera* (Reptilia, Serpentes) from the Pliocene of Layna (Spain). *In* : Z. SZYNDLAR (ed.). Festschrift for Marian Mlynarski. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **31** (13) : 687-706.

SZYNDLAR, Z., 1991a. — A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part I : Scolecophidia, Boidae, Colubrinae. *Estudios geológicos*, **47** (1-2) : 103-126.

SZYNDLAR, Z., 1991b. — A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II : Natricinae, Elapidae, Viperidae. *Estudios geológicos*, **47** (3-4) : 237-266.

SZYNDLAR, Z., 1991c. — Ancestry of the grass snake (*Natrix natrix*) : Paleontological evidence. *Journal of Herpetology*, **25** (4) : 412-418.

SZYNDLAR, Z., 1994. — Oligocene snakes of Southern Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14** (1) : 24-37.

SZYNDLAR, Z. & BÖHME, W., 1993. — Die fossilen Schlangen Deutschlands : Geschichte der Faunen und ihrer Erforschung. *Mertensiella*, **3** : 381-431.

SZYNDLAR, Z. & RAGE, J. C., 1990. — West Palearctic cobras of the genus *Naja* (Serpentes : Elapidae) : interrelationships among extinct and extant species. *Amphibia-Reptilia*, **11** : 385-400.

SZYNDLAR, Z. & SCHLEICH, H.H., 1993. — Description of Miocene snakes from Petersbuch 2 with comments on the Lower and Middle Miocene ophidian faunas of Southern Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B, **192** : 1-47.

Source : MNHN, Paris

SZYNDLAR, Z. & ZEROVA, G. A., 1992. — Miocene snake fauna from Cherevichnoie (Ukraine, USSR), with description of a new species of *Vipera*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **184** (1) : 87-99.

VENCZEL, M., 1994. — Late Miocene snakes from Polgárdi (Hungary). *Acta Zoologica Cracoviensia*, **37** (1) : 1-29.

ZEROVA, G. A., 1987a. — Lézards et serpents des gisements du Miocène supérieur au Pléistocène inférieur d'Ukraine. *In* : E. I. SKOMOROVSKAIA (ed.), Sur quelques groupes de vertébrés du Cénozoïque supérieur d'Ukraine. *Institut Zoologii Akademii Nauk Ukrainskoy S.S.R.* : 12-18 (en russe).

ZEROVA, G. A., 1987b. — *Vipera kuchurganica* sp. nov. *In* : ZEROVA, G. A., LUNGU, A. N. & CKHIKVADZE, V. M., Grandes vipères fossiles de la bordure nord de la Mer Noire et du Transcaucase. *In* : L. J. BORKIN (ed.). Recherches herpétologiques dans le Caucase. *Akademija Nauk SSSR, Trudy Zoologiceskogo Instituta*, **158** : 95-97 (en russe).

ZEROVA, G. A., 1989. — Première découverte d'un boa des sables du genre *Albaneryx* (Serpentes, Boidae) en URSS. *Vestnik Zoologii*, **5** : 30-35 (en russe).

ZEROVA, G. A., 1992a. — *Vipera (Daboia) ukrainica* – a new viper (Serpentes ; Viperidae) from the middle Sarmatian (Upper Miocene) of the Ukraine. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **184** (2) : 235-249.

ZEROVA, G. A., 1992b. — Viperidae. *In* : SZYNDLAR Z. & ZEROVA G., Miocene snake fauna from Cherevichnoie (Ukraine, USSR), with description of a new species of *Vipera*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **184** (1) : 93-98.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

13

Les Crocodiliens de Sansan

Miguel Telles ANTUNES

Centro de Estudos Geologicos, Faculdade de Ciências e Tecnologia (UNL), Quinta da Torre, 2825 Monte de Caparica, Portugal

RÉSUMÉ

Quelques rares dents de Crocodiliens de petite taille sont rapportées à *Diplocynodon* cf. *styriacus*. Elles témoignent de la persistance de Crocodiliens dans des conditions marginales, à une époque où le groupe était sur le déclin dans toute l'Europe.

ABSTRACT

The Crocodilians of Sansan.

Several rare, small crocodilian teeth from Sansan are ascribed to *Diplocynodon* cf. *styriacus*. They show that some crocodilians still survived, even if environmental factors were probably quite limiting, at a time when they were in decline everywhere in Europe.

Le gisement de Sansan, daté du Miocène moyen, est célèbre par sa très riche faune de mammifères. En effet, les fouilles pratiquées depuis plus d'un siècle ont permis de récolter un matériel impressionnant de ce groupe, presque sans équivalent pour son âge géologique. Il n'en est pas de même pour les Crocodiliens, représentés par une poignée de dents dont notre collègue L. GINSBURG a bien voulu nous confier l'étude.

ANTUNES, M. T., 2000. — Les Crocodiliens de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 315-319. Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

SYSTÉMATIQUE

Ordre CROCODYLIA Gmelin, 1788

Sous-Ordre EUSUCHIA Huxley, 1875

Famille CROCODYLIDAE Cuvier, 1807

Sous-famille CROCODYLINAE Cuvier, 1807

Genre ***DIPLOCYNODON*** Pomel, 1847

Orthosaurus Geoffroy, 1833
Plerodon H. v. Meyer, 1839
Pleurodon H. v. Meyer, 1839
Sarcocainus Gervais, 1852
Diplocynodus Pomel, 1853

DIAGNOSE. — Crocodylinae à deux dents caniniformes (4^{e} et 5^{e}) au maxillaire et à la mandibule.

ESPÈCE-TYPE. — *Diplocynodon ratelii* (Pomel, 1847) ; Miocène inférieur (MN 2), Europe.

AUTRES ESPÈCES. — En tenant compte des travaux de BERG (1966), STEEL (1973) et GINSBURG & BULOT (1997), nous retiendrons :

D. darwini (Ludwig, 1887) — Éocène moyen, Europe

D. hantoniensis (Wood, 1884) — Éocène supérieur, Europe.

D. tormis Buscalioni *et alii*, 1992 — Éocène supérieur, Europe.

D. gervaisi (Aymard *in* GERVAIS, 1852) — Oligocène, Europe.

D. styriacus (Hofmann, 1885) — Miocène (MN 4-5), Europe.

D. levantinicum Huene, 1963 — Miocène moyen terminal, Europe.

D. stuckeri Mook, 1960 — Éocène, Amérique du Nord.

Diplocynodon cf. ***styriacus*** (Hofmann, 1885)

MATÉRIEL. — 5 dents dont deux vraisemblablement antérieures et trois de position plus reculée dans les mâchoires (positions exactes indéterminées), MNHN SA 11.489. Étiquette manuscrite : « Crocodile, Sansan, 1981 ».

MENSURATIONS (en millimètres)

hauteur maximum — diamètre mésio-distal à la base — diamètre transversal à la base	
dents antérieures :	5,1 — 2,1 — 1,6
	5,2 — 2,4 — 1,8
autres dents :	? — 3,4 — 3,0
	> 6,4 — 4,4 — 3,6
	5,1 — 2,7 — 2,1

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION. — Les caractères observables ne présentent aucune particularité spéciale à signaler. Les dents sont subconiques, légèrement recourbées vers l'intérieur et portent deux arêtes coupantes peu marquées, l'une en avant, l'autre en arrière. C'est l'aspect général de toute dent de crocodilien.

DÉTERMINATION. — L'allure ni haute ni élancée de ces dents exclut leur appartenance aux Crocodyliens longirostres connus dans le Néogène européen, *Tomistoma* Müller, 1846 et *Gavialis* Oppel, 1811. Elles correspondent bien au seul autre genre connu alors en Europe, *Diplocynodon*. Sur la base principale d'un tête complète provenant de Bézian à La Romieu (MN 4) et de plusieurs mandibules d'Artenay (MN 4 de base), GINSBURG & BULOT (1997) ont déterminé comme *Diplocynodon styriacus* le *Diplocynodon* de la MN 4 de France et de la MN 5 du bassin de la Loire. Dans la carrière du Mouné à Castelnau d'Arbieu (Gers), datant de la MN 5, une centaine de dents, de toutes les tailles, doivent être intégrées dans la même espèce. Notre matériel de Sansan, légèrement plus récent, ne correspond par la taille qu'aux plus petites dents de Bézian, Artenay et le Mouné. Il semble appartenir à un ou deux jeunes individus de la même espèce. D'ailleurs, trouvées ensemble au cours de la même fouille, nos cinq dents pourraient même avoir appartenu à un seul individu.

DISCUSSION : ÉCOLOGIE, APOGÉE ET EXTINCTION DES CROCODYLIA EUROPÉENS AU TERTIAIRE

La rareté et la petite taille du crocodilien de Sansan ne surprennent pas. En effet, les crocodiliens, qui avaient échappé, mais fort diminués en nombre et variété, à la crise fini-crétacé, ont eu une période d'éclat en Europe jusqu'à l'Éocène moyen. Plusieurs formes coexistaient, occupant diverses niches écologiques. Des Crocodylinae tels qu'*Asiatosuchus* Mook, 1940 et *Diplocynodon* côtoyaient des formes à denture spécialisée, broyeuse (*Allognathosuchus* Mook, 1921) ou très coupante/ziphodonte (*Pristichampsus* Gervais, 1853), et même des animaux vraisemblablement plus terrestres, de puissants prédateurs à dents particulièrement robustes tels qu'*Iberosuchus* Antunes, 1975, un possible Sebecosuchien.

L'apogée du groupe se situe entre l'Yprésien supérieur et le Lutétien. Aussitôt après, *Asiatosuchus* et *Allognathosuchus* disparaissent. Par contre *Diplocynodon* dépasse la « Grande Coupure » (= limite Éocène-Oligocène) pour devenir le seul genre colonisant des aires importantes à l'intérieur de l'Europe. Sa survie y est attestée jusqu'à la fin du Miocène moyen.

Un déclin si accentué n'est pas l'œuvre du hasard. Les crocodiliens actuels ont des exigences écologiques précises : températures équatoriales, tropicales ou subtropicales, masses d'eau plus ou moins importantes, eaux douces ou reliées à la mer selon les cas. Ces données actuelles doivent pouvoir s'appliquer sans grandes différences aux crocodiles fossiles, ce qu'on sait de leur anatomie n'ayant pas changé.

Les extinctions vers la fin de l'Éocène sont en relation avec la dégradation des conditions environnementales, peut-être une réduction des aires humides (en rapport avec une tendance à l'aridité) et surtout la chute généralisée des températures, bien démontrée par ailleurs. Les baisses de température et l'augmentation de l'aridité sont d'ailleurs très généralement liées. Dans ces conditions écologiques nouvelles, seules les formes les moins exigeantes auraient survécu. *Iberosuchus* aurait subi de surcroît la concurrence accrue de mammifères carnivores de plus en plus puissants.

Au Miocène, malgré l'avènement de conditions de température au moins subtropicales et une humidité accrue, aucun Crocodylinae n'est parvenu à recoloniser l'Europe. Ceci est à corréler avec les barrières géographiques ayant pu dans une certaine mesure isoler l'Europe. La Paléoméditerranée, large à l'époque, a dû empêcher l'immigration de formes terrestres à partir de l'Afrique, tandis que de vastes aires trop sèches pour la survie de crocodiliens séparaient l'Europe de l'Asie. Ainsi, le seul renouveau possible a été par la mer. De fait, les deux formes nouvelles de crocodiliens européens au Miocène sont

Source : MNHN, Paris

strictement aquatiques et essentiellement ichthyophages, *Tomistoma* et *Gavialis* (ANTUNES, 1987), d'origine très vraisemblablement orientale. Leur présence est fréquente dans les aires périphériques de la Paléoméditerranée et de l'Atlantique au Miocène inférieur (plus précisément au Burdigalien) et au début du Miocène moyen (Langhien). Aucune colonisation semblable n'a eu lieu à l'intérieur du continent, ce qui souligne bien la préférence de *Tomistoma* et de *Gavialis* pour des espaces à masses d'eau importantes – estuaires, parties terminales des fleuves, aires côtières de la mer. Ces deux genres ont dû emprunter les voies maritimes nouvelles ouvertes (au moins de manière discontinue) dès la transgression aquitanienne.

Pendant le même temps, à l'intérieur du continent, les conditions plus chaudes ont permis l'épanouissement des populations de *Diplocynodon*, comme le montre la richesse des trouvailles à Saint-Gérand-le-Puy (MN 2a), Artenay (MN 4a), Bézian (MN 4b).

La fin du Miocène inférieur est marquée par de profonds changements. En ce qui concerne la péninsule ibérique, à la suite de la collision du Massif Bétique contre le Massif Hespérique, un pont, éphémère peut-être mais praticable – l'arc alpin, ainsi complet – a permis l'immigration de mammifères tel *Hispanotherium* Crusafont & Villalta, 1947 (ANTUNES, 1987). Ce rhinocéros n'était pas un élément des faunes précédentes et fut regardé d'abord comme un « endémisme espagnol ». Il appartient à un groupe asiatique qui ne semble pas avoir colonisé l'Europe occidentale à travers le reste de ce continent. Tout au plus, les rarissimes restes en France (GINSBURG, MAUBERT & ANTUNES, 1987) suggèrent très fortement une « contamination » venue de l'Ibérie. *Hispanotherium* est l'élément le plus en évidence d'une faune à caractère steppique, avec des signes certains d'une aridité avancée, en contraste avec tout ce qui précède (cf. ANTUNES & PAIS, 1984).

Après cet épisode d'aridité, il y a eu reprise d'un certain degré d'humidité lors de la transgression du Serravalien, mais avec des températures plus modérées. Le double choc, celui de l'aridité et celui de la décroissance thermique (le premier peut-être un peu amorti dans la région où est aujourd'hui la France), a certainement eu des effets négatifs sur les crocodiliens. Les grandes formes longirostres disparaissent presque totalement et les populations de *Diplocynodon* se raréfient considérablement. Dans le gisement d'Amor, au Portugal, apparemment à peine plus moderne que la faune à *Hispanotherium*, la présence d'un Crocodilien de petite taille n'est attestée que par une dent isolée, malgré le lavage de volumes considérables de sédiments. Tout porte à croire que des populations de *Diplocynodon* survivaient de manière précaire, dans des conditions marginales et à un pas de leur extinction.

Le cas de Sansan semble parallèle, avec sa population relictuelle de petits *Diplocynodon*, qui survivaient certainement loin des conditions optimales ; peut-être manquait-il des masses d'eau permanentes, ou alors c'est le facteur thermique qui a pu exercer une influence néfaste.

Des données positives manquent en ce qui concerne la présence de crocodiliens dans des niveaux plus modernes. Ceci ne peut pas être dû à l'insuffisance des recherches. Si les données manquent, c'est qu'il n'y a plus de données, et même si l'on vient à trouver quelques documents ils ne pourront pas changer le panorama général, celui d'un groupe à longue histoire qui était en train de disparaître en Europe.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANTUNES, M. T., 1979. — « *Hispanotherium* fauna » in Iberian Middle Miocene, its importance and paleogeographical meaning. *Annales Géologiques des Pays Helléniques* ; Athènes, T. Hors Série (2) :19-26.

ANTUNES, M. T., 1987. — Affinities and taxinomical Status of Miocene longirostrine Crocodolians from western Europe with remarks on Phylogeny, Paleoecology and Distribution. *Comunicacoes dos Servicos Geologicos de Portugal*, Lisboa, **73** (1/2) : 49-58.

ANTUNES, M. T. & GINSBURG, L., 1989. — Les Crocodiliens des faluns miocènes de l'Anjou. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e sér., **11** C (2) : 79-99.

ANTUNES, M. & PAIS, J., 1984. — Climate during Miocene in Portugal and its Evolution. *Paléobiologie continentale*, Montpellier, **14** (2) : 75-89.

Source : MNHN, Paris

BERG, D. E., 1966. — Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt / Hessen. *Abhandlungen des hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, Wiesbaden, **52** : 105 p.

GINSBURG, L. & BULOT, C., 1997. — Les *Diplocynodon* (Reptilia, Crocodylia) de l'Orléanien (Miocène inférieur et moyen) de France. *Geodiversitas*, Paris, **19** (1) : 107-128.

GINSBURG, L., MAUBERT, F. & ANTUNES, M., 1987. — Découverte d'*Hispanotherium* et de *Gaidatherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) dans le Miocène de France. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, 4e série, **9** C : 303-311.

STEEL, R., 1973. — Crocodylia. *Handbuch der Paläoherpetologie*. Stuttgart, **16** : 109 p.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

14

L'avifaune de Sansan

Jacques CHENEVAL

UFR des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard-Lyon I
27-43, Boulevard du 11 Novembre 1918, F-69622 Villeurbanne Cedex

RÉSUMÉ

Dix ordres d'oiseaux sont représentés parmi l'abondante avifaune de Sansan : Ciconiiformes, Ansériformes, Accipitriformes, Galliformes, Gruiformes, Charadriiformes, Psittaciformes, Strigiformes, Coliiformes et Passeriformes. La révision de cette avifaune a conduit à de nombreux changements systématiques. Parmi les Ciconiiformes, *Ardea perplexa* (Ardeidae) est transférée dans le genre actuel *Geronticus* (Threskiornithidae). Parmi les Galliformes, *Palaeoperdix prisca* est transférée dans le genre *Palaeortyx* proche des torquéoles ; le genre *Palaeoperdix*, qui reste représenté par *P. longipes* et *P. medius* transféré du genre *Miophasianus*, se rapproche des faisans du genre actuel *Chrysolophus* et le genre *Miophasianus*, maintenu pour l'espèce *M. altus*, est proche des paons. Parmi les Gruiformes, la présence d'une grue du genre *Palaeogrus* est signalée pour la première fois à Sansan ; le « râle » *Miorallus major* est transféré dans les Fulicinae. Un autre « râle », *Pararallus dispar*, appartient aux Psittaciformes, groupe qui n'avait jamais été décrit à Sansan. Le Strigiforme *Strix ignota* appartient probablement au genre *Asio*. Enfin, parmi les très nombreux Passeriformes dont l'immense majorité reste indéterminée, *Homalopus picoïdes* est classé dans les Dendrocolaptidae, famille d'oiseaux « rampeurs de troncs » inconnue à l'état fossile jusqu'à présent et connue uniquement en Amérique du Sud actuellement. Les oiseaux de Sansan appartiennent pour la plupart à des groupes assez ubiquistes. Toutefois certaines formes sont proches d'oiseaux actuels uniquement asiatiques, africains ou sud-américains ; il en résulte que l'avifaune de Sansan traduit un climat nettement tropical assez chaud et humide. L'avifaune de Sansan regroupe trois ensembles de formes dont les exigences écologiques diffèrent : des formes aquatiques, des formes terrestres et des formes arboricoles. Les espèces aquatiques témoignent de la présence d'une étendue d'eau peu profonde assez vaste (lac ? fleuve ?) ; les autres formes sont plus caractéristiques d'un écosystème de forêt ouverte.

ABSTRACT

The Avifauna of Sansan.

Ten orders of birds are represented among the numerous avifauna of Sansan : Ciconiiformes, Anseriformes, Accipitriformes, Galliformes, Gruiformes, Charadriiformes, Psittaciformes, Strigiformes, Coliiformes, and Passeriformes. The revision of this avifauna leads to many systematic changes. Among the Ciconiiformes, *Ardea perplexa* (Ardeidae) is transferred to the modern genus *Geronticus* (Threskiornithidae). Among the Galliformes, *Palaeoperdix prisca* is transferred to the genus *Palaeortyx* closely related to hill-partridges ; the genus *Palaeoperdix*, with *P. longipes* and *P. medius* which is transferred from the genus *Miophasianus*, is closely related to pheasants of the modern genus *Chrysolophus*, and the genus *Miophasianus*, maintained for *M. altus*, is closely related to peafowls. For the Gruiformes, the genus *Palaeogrus* (crane) is described for the first time among the avifauna of Sansan ;

CHENEVAL, J., 2000. — L'avifaune de Sansan. *In* : L. GINSBURG (ed.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **183** : 321-388, Paris ISBN : 2-85653-522-4.

Source : MNHN, Paris

the « rail » *Miorallus major* is transferred to Fulicinae. Another « rail », *Pararallus dispar*, is ascribed to Psittaciformes which are described in this deposit for the first time. The Strigiform *Strix ignota* probably belongs to the genus *Asio*. Among the Passeriformes, from which many pieces remain unidentified, *Homalopus picoïdes* is transferred into Dendrocolaptidae, tree-creeping birds fossil species of which were previously unknown, and which at present are found only in South America. Most of the birds of Sansan belong to ubiquitous groups, but a few ones are closely related to modern species that occur only in South-East Asia, Africa or South America ; thus, we can assume that the climatic conditions of Sansan were probably warm and humid, that is to say a tropical climate. The avifauna of Sansan can be divided in three ecological groups : aquatic birds, terrestrial birds, and arboreal birds. The landscape indicated by the aquatic forms corresponds to a large expanse of shallow fresh water (lake ? river ?) ; both terrestrial and arboreal birds indicate a landscape of humid open forest.

« Un lent mouvement blanc, noir, rouge, gris et rose, tantôt bigarré, tantôt régulièrement divisé en grandes taches uniformes d'oiseaux demeurés groupés ; une véritable plantation vivante, une faune aquatique qui paraissait surgir de la profondeur de la terre plutôt que de tomber du ciel. »

R. Gary, *« Les Racines du Ciel »*

INTRODUCTION

L'avifaune de Sansan a largement contribué à la « création » de la paléornithologie par A. Milne-Edwards (1867-71), d'autant plus que celui-ci avait organisé une campagne de fouilles sur le gisement de Sansan en 1856. Parmi les nombreux oiseaux décrits par Milne-Edwards, ceux de Sansan occupent une place non négligeable : 19 espèces réparties dans 12 genres sont décrites et participent ainsi aux premiers fondements de nos connaissances de l'évolution des oiseaux.

Depuis cette première étude, l'avifaune de Sansan n'a pratiquement jamais été réétudiée. Lambrecht (1933), sur le seul critère de l'ancienneté des espèces, a souvent créé des genres fossiles en remplacement des genres actuels cités par Milne-Edwards, ainsi pour les oiseaux de Sansan les genres *Miophasianus* chez les Phasianidae, *Palaeoaramides*, *Pararallus* et *Miorallus* chez les Rallidae et *Miocorvus* chez les Corvidae. Les Rallidae de Sansan ont également été intégrés dans une révision plus générale des Rallidae fossiles (Cracraft, 1973).

La paléornithologie ayant beaucoup progressé durant ces dernières décennies, il devenait de plus en plus nécessaire de proposer une révision complète de l'avifaune de Sansan afin de mieux définir les espèces présentes dans ce gisement et de contribuer ainsi à une meilleure compréhension de l'évolution des oiseaux.

Il faut également ajouter que les campagnes plus récentes de fouilles et les progrès des techniques (notamment le tamisage des sédiments) ont permis de compléter la collection d'oiseaux fossiles de pièces osseuses insoupçonnées. Ainsi l'étude proposée ici permet d'établir un tableau beaucoup plus complet de l'avifaune qui vivait à Sansan au Miocène.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La nomenclature ostéologique utilisée est celle de Howard (1929, 1980).

Les mesures des pièces osseuses sont généralement inspirées de la méthode mise au point par von den Driesch (1976).

Sauf mention particulière, les squelettes d'oiseaux actuels utilisés pour les comparaisons proviennent de la collection de comparaison de l'UFR des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard-Lyon I.

Source : MNHN, Paris

Dans la synonymie, la lettre (V) signifie que le matériel décrit par l'auteur cité a été vu. Une attribution à un taxon avec doutes est marquée d'un *?* (en italique) si ce doute émanait de l'auteur de la publication originale cité dans la synonymie, d'un ? (en romain) si le doute sur l'attribution au taxon cité émane de l'auteur du présent article ; les deux types de doute peuvent être exprimés pour une même citation dans ce texte (exemple : ? *Palaeoperdix ? sansaniensis* Milne-Edwards).

La signification des abréviations utilisées dans le texte est la suivante : AMNH, American Museum of Natural History, New York. FSL, U.F.R. des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard-Lyon I, Villeurbanne. LAC, Laboratoire d'Anatomie comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. MNHN, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. USNM, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington.

Les noms vernaculaires employés pour les espèces actuelles sont ceux adoptés par la Commission internationale des noms français des oiseaux (1993).

SYSTÉMATIQUE

Ordre CICONIIFORMES Garrod, 1874

Le seul représentant de cet ordre présent à Sansan était jusqu'à présent un héron, connu sous le nom de *Ardea perplexa* (Milne-Edwards, 1869-71) ; cette espèce est décrite sur un seul fragment d'humérus en médiocre état de conservation. Par la suite, et sans préciser ses critères d'ailleurs, Olson (1985a) a indiqué que cet os devrait plutôt être attribué à un hibou (Strigiformes). L'étude plus détaillée du fragment m'a permis de montrer que cet os n'appartient ni à un héron ni à un hibou mais à un ibis (Threskiornithidae), type d'oiseaux dont la présence à Sansan n'était pas suspectée jusqu'à présent.

Toutefois, en ce qui concerne les hérons, j'ai trouvé parmi le matériel inédit un fragment de coracoïde qui pourrait être attribué à un représentant de ce groupe.

Sous-ordre ARDEAE Wagler, 1831

Famille ARDEIDAE Vigors, 1825

Genre indéterminé

Matériel. — Extrémité proximale de coracoïde gauche MNHN SA 1273.

Description. — J'ai pu comparer l'espèce de Sansan avec les espèces actuelles suivantes :

— Sous-famille Ardeinae : *Ardea cinerea* (Héron cendré), *A. purpurea* (Héron pourpré), *Bubulcus ibis* (Héron garde-bœufs), *Egretta garzetta* (Aigrette garzette), *Ardeola ralloides* (Crabier chevelu).

— Sous-famille Nycticoracinae : *Nyctanassa violacea* (Bihoreau violacé), *Nycticorax nycticorax* (Bihoreau gris).

— Sous-famille Tigrisomatinae : *Tigrisoma lineatum* (Onoré rayé).

— Sous-famille Botaurinae : *Ixobrychus minutus* (Blongios nain), *Botaurus stellaris* (Butor étoilé).

L'extrémité proximale du coracoïde n'est malheureusement pas une pièce très caractéristique chez les hérons (Payne & Risley, 1976 ; Kellner, 1986). De plus, sur le fragment de Sansan, le procoracoïde

Source : MNHN, Paris

manque totalement ; le côté ventral de la tête et presque toute la facette furculaire sont cassés. Cependant, la forme des facettes articulaires et l'importance de la facette scapulaire permettent bien d'attribuer ce fragment à un héron.

Cette pièce se distingue des espèces actuelles par la surface coraco-humérale superficielle, très courte et relativement large entre la tête, assez arrondie, et la facette glénoïdale ; la facette scapulaire est de forme très ronde et elle est très profonde. Par ces critères, le fossile se rapproche assez de *Botaurus stellaris* ; cependant des caractères essentiels chez cette espèce et chez les Botaurinae sont le fort développement des bords latéraux de la facette glénoïdale et l'importance du sillon ligamentaire le long de cette facette sur la face ventrale de l'os, caractères que l'on n'observe pas chez le fossile. La tubérosité brachiale marque un surplomb assez accentué au-dessus du canal triossique. La diaphyse présente une arête ventrale épaisse au dessous de la facette furculaire.

Sous-ordre CICONIAE Bonaparte, 1854

Famille THRESKIORNITHIDAE Richmond, 1917

Sous-famille THRESKIORNITHINAE Richmond, 1917

Genre ***GERONTICUS*** Wyler, 1832

Geronticus perplexus (Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb.

Fig. 1

(V) *Ardea perplexa* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 108, pl. 96 fig. 1-3. — Lydekker, 1891 : 60. — Paris, 1912 : 291. — Lambrecht, 1933 : 312. — Brodkorb, 1963 : 282.

Diagnose émendée. — Espèce d'une taille légèrement plus forte que l'actuel *Geronticus eremita* (Ibis chauve) ; humérus à attache du ligament articulaire antérieur étroite, à proéminence ectépicondylienne surmontée d'une petite dépression profonde et à gouttière tricipitale externe profonde.

Holotype. — Fragment distal d'humérus droit MNHN SA 1212 figuré *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 96, figs. 1-3 (les figures présentent une diaphyse mieux conservée ; seule la partie la plus distale de la diaphyse est maintenant visible).

Locus typicus. — Sansan (Gers, France).

Stratum typicum. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

Matériel. — Holotype seul.

Dimensions (en mm). — Largeur distale : 22.

Description. — J'ai pu comparer l'ibis de Sansan avec les espèces actuelles suivantes. *Eudocimus ruber* (Ibis rouge), *Plegadis falcinellus* LAC 1917-25 (Ibis falcinelle), *Theristicus melanopis* LAC 1883-1755 (Ibis à face noire), *Bostrychia hagedash* LAC 1971-31 (Ibis hagedash), *Geronticus eremita* (Ibis chauve), *Lophotibis cristata* LAC 1883-538 (Ibis huppé), *Threskiornis aethiopicus* LAC 1943-236 (Ibis sacré) et *Pseudibis papillosa* (Ibis noir).

Le fragment de Sansan est en assez mauvais état de conservation, toute la partie articulaire présentant un aspect rongé. Cependant la disposition des condyles et l'importance de la dépression brachiale sont bien caractéristiques d'un ibis.

Par sa taille assez forte, le fossile se distingue des genres *Eudocimus*, *Plegadis* et *Lophotibis* dont les espèces actuelles sont beaucoup plus petites.

Source : MNHN, Paris

L'humérus de Sansan présente une dépression brachiale large et superficielle, creusée d'une impression du *brachialis anticus* assez peu profonde, ce qui le rapproche des genres *Bostrychia*, *Geronticus* et *Threskiornis* alors que chez les autres genres actuels la dépression est plus profonde. Cette dépression est bordée du côté externe d'une petite crête saillante s'achevant par une petite dépression creusée au-dessus de la proéminence ectépicondylienne, que l'on observe également chez *Geronticus*, *Threskiornis* et *Pseudibis* chez lesquels cette dépression est toutefois moins développée. La proéminence ectépicondylienne, qui est usée chez le fossile, semble placée assez haut, largement écartée du condyle externe comme chez *Theristicus*, *Geronticus*, *Threskiornis* et *Pseudibis*, alors que chez les autres genres la proéminence est très proche au-dessus du condyle. Au-dessus de cette proéminence, la face externe de la diaphyse est fine et marquée d'une petite crête médiane ainsi que chez *Plegadis*, *Lophotibis* et *Threskiornis*. L'attache du ligament articulaire antérieur est étroite et son grand axe forme un angle très aigu avec l'axe de la diaphyse, ce qui rapproche le fossile des genres *Bostrychia* et *Threskiornis* ; l'attache est beaucoup plus large chez *Eudocimus*, *Plegadis*, *Theristicus* et *Geronticus* et placée bien plus en oblique par rapport à la diaphyse chez *Eudocimus*, *Lophotibis* et *Pseudibis*. L'entépicondyle est peu saillant distalement et assez rond comme chez *Theristicus* et *Threskiornis*.

Sur la face anconale de l'os, la gouttière tricipitale interne large et profonde ressemble beaucoup à celle de *Geronticus* et *Threskiornis*.

Ainsi, tant par sa grande taille que par ses caractères, l'ibis fossile de Sansan se rapproche le plus du genre actuel *Geronticus*. Par rapport à l'espèce actuelle *G. eremita*, le fossile *G. perplexus* se distingue par les caractères suivants : (1) attache du ligament articulaire antérieur plus étroite ; (2) dépression au-dessus de la proéminence ectépicondylienne un peu plus profonde ; (3) dépression en dessous de la proéminence entépicondylienne plus petite mais plus profonde ; (4) entépicondyle semblant moins saillant distalement ; (5) gouttière tricipitale externe plus profonde et bordée du côté interne d'une crête bien plus saillante.

REMARQUE. — Le nom de genre *Geronticus* étant masculin, l'orthographe correcte du nom d'espèce devient *perplexus*.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Pour le moment, *G. perplexus* n'est décrit qu'à Sansan.

RAPPORT AVEC LES AUTRES *GERONTICUS* FOSSILES. — La seule autre espèce fossile du genre *Geronticus* décrite jusqu'à présent est *G. apelex*, du Pliocène inférieur d'Afrique du Sud (OLSON, 1985b). Cette espèce est beaucoup plus petite que les espèces actuelles du genre, *G. eremita*, et *G. calvus*, et ne peut donc être ainsi confondue avec l'espèce de Sansan qui est, elle, plus grande que les espèces actuelles.

Ordre ANSÉRIFORMES (Wagler, 1831)

Sous-ordre ANSERES Wagler, 1831

Famille ANATIDAE Vigors, 1825

Sous-famille ANSERINAE Vigors, 1825

Parmi les trois espèces de Sansan classées par MILNE-EDWARDS (1867-68) dans le genre *Anas*, *A. robusta* est de forte taille et l'holotype, une épiphyse distale d'humérus, présente quelques caractères d'Anserinae comme un espace réduit entre le condyle externe et l'attache du ligament articulaire antérieur (WOOLFENDEN, 1961). J'ai donc reclassé *A. robusta* parmi les Anserinae (CHENEVAL, 1987) ; cette possibilité avait d'ailleurs déjà été soulevée par HOWARD (1964) qui soulignait que l'impression du *brachialis anticus* profonde et la proéminence entépicondylienne très proéminente et située très médialement ne pouvaient correspondre à une espèce du genre *Anas*.

Source : MNHN, Paris

Par sa petite taille, l'espèce fossile se rapproche plutôt des oies (genres actuels *Anser* et *Branta*) que des cygnes (genres actuels *Cygnus* et *Coscoroba*). Il est difficile de séparer les genres *Anser* et *Branta* par des caractères de la partie distale de l'humérus mais l'espèce fossile de Sansan présente à la fois la petite taille et la diaphyse aplatie de *Branta* et l'épiphyse élargie de *Anser*. Nous connaissons quatre genres fossiles dont les caractères sont intermédiaires entre ceux des genres *Anser* et *Branta* ; ce sont les genres *Presbychen* du Miocène moyen d'Amérique du Nord (WETMORE, 1930), *Anserobranta* du Miocène supérieur de Moldavie (KUROCHKIN & GANYA, 1972), *Eremochen* du Pliocène inférieur d'Amérique du Nord (BRODKORB, 1961) et *Heterochen* du Pliocène inférieur d'Amérique du Nord (SHORT, 1970) et du Pliocène moyen de Mongolie (KUROCHKIN, 1976, 1985). La partie distale de l'humérus est inconnue chez ces quatre genres, rendant impossible toute comparaison avec la pièce de Sansan. Cependant les genres *Presbychen*, *Eremochen* et *Heterochen* regroupent des espèces beaucoup plus grandes que celle de Sansan ; seule *Anserobranta* a une taille similaire et j'ai donc attribué l'espèce de Sansan à ce genre (CHENEVAL, 1987).

Genre ***ANSEROBRANTA*** Kurochkin & Ganya, 1972

Anas L. *pars*. — MILNE-EDWARDS, 1867-68, vol. 1 : 155.
Anserobranta. — KUROCHKIN & GANYA, 1972 : 54.
Cygnaster Kretzoi (*pro Cygnanser* Kretzoi). — LUNGU, 1974 : 204.

DIAGNOSE. — « La base du processus du métacarpien alulaire est tronquée proximo-distalement, le corps du processus est étiré latéralement de sorte que sa hauteur représente à peu près la moitié de l'ensemble de la hauteur de l'épiphyse proximale. Le processus pisiforme est situé au milieu de la base du métacarpien alulaire. L'espace intermétacarpien est très étroit dans la région proximale. La fosse carpienne est située au milieu entre la face articulaire proximale et le début de l'espace intermétacarpien qui commence très proximalement. La base du petit métacarpien est parallèle au gros métacarpien et située sur la moitié ventrale de l'os. Les tubérosités musculaires, c'est-à-dire le point de fixation du *m. fl. metacarpi ulnaris*, sont placées à la base du bord dorsal du petit métacarpien. La section du gros

---

FIG. 1-11. — **1** : *Geronticus perplexus* (Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb. Holotype, extrémité distale d'humérus droit MNHN SA 1212 ; à gauche, vue palmaire ; à droite, vue anconale (x 1). **2** : *Haliaeetus piscator* Milne-Edwards, 1869-71. Holotype, extrémité proximale de métacarpe gauche MNHN SA 14034 ; à gauche, vue externe ; à droite, vue interne (x 1). **3** : *Hieraaetus edwardsi* (Sharpe, 1899). Holotype, extrémité distale de tibiotarse gauche MNHN SA 1220 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2). **4-6** : *Palaeortyx prisca* (Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb. **4** : lectotype, extrémité proximale de tarsométatarse droit MNHN SA 1236 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2). **5** : paralectotype, coracoïde droit juvénile presque complet MNHN SA 1239 ; à gauche, vue ventrale ; à droite, vue dorsale (x 2). **6** : paralectotype, moitié distale de tibiotarse droit MNHN 1235 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2). **7** : *Palaeoperdix longipes* (Milne-Edwards, 1869-71). Holotype, moitié proximale de tarsométatarse droit MNHN SA 1224 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2). **8** : *Palaeoperdix medius* (Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb. Holotype, épiphyse distale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1226 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2). **9-11** : *Miophasianus altus* (Milne-Edwards, 1869-71). **9** : lectotype, extrémité proximale de tarsométatarse droit MNHN SA 1221 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 1). **10** : paralectotype, deuxième phalange du doigt majeur de l'aile gauche MNHN SA 1225 ; à gauche, vue externe ; à droite, vue interne (x 2). **11** : paralectotype, moitié distale de tibiotarse gauche MNHN SA 1222 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 1).

FIGS 1-11. — 1 : Geronticus perplexus *(Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb. Holotype, distal end of right humerus MNHN SA 1212 ; left, palmar view ; right, anconal view (x 1).* **2** : Haliaeetus piscator *Milne-Edwards, 1869-71. Holotype, proximal end of left carpometacarpus MNHN SA 14034 ; left, external view ; right, internal view (x 1).* **3** : Hieraaetus edwardsi *(Sharpe, 1899). Holotype, distal end of left tibiotarsus MNHN SA 1220 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2).* **4-6** : Palaeortyx prisca *(Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb.* **4** *: lectotype, proximal end of right tarsometatarsus MNHN SA 1236 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2).* **5** *: paralectotype, almost complete right juvenile coracoid MNHN SA 1239 ; left, ventral view ; right, dorsal view (x 2).* **6** *: paralectotype, distal half of right tibiotarsus MNHN 1235 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2).* **7** : Palaeoperdix longipes *(Milne-Edwards, 1869-71). Holotype, proximal half of right tarsometatarsus MNHN SA 1224 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2).* **8** : Palaeoperdix medius *(Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb. Holotype, distal epiphysis of left tarsometatarsus MNHN SA 1226 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2).* **9-11** : Miophasianus altus *(Milne-Edwards, 1869-71).* **9** *: lectotype, proximal end of right tarsometatarsus MNHN SA 1221 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 1).* **10** *: paralectotype, digit 2, phalanx 1, left wing MNHN SA 1225 ; left, external view ; right, internal view (x 2).* **11** *: paralectotype, distal half of left tibiotarsus MNHN SA 1222 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 1).*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

métacarpien est anguleuse et en forme de carré irrégulier. Le sillon du *m. ext. indicis longi* est très proximal et en direction du bord latéral. L'axe longitudinal du gros métacarpien forme avec le bord proximal du processus du métacarpien alulaire un angle aigu d'environ 80° » (KUROCHKIN & GANYA, 1972 : 54 ; traduit du russe par R. CHABANNE).

ESPÈCE-TYPE. — *Anserobranta tarabukini* Kurochkin & Ganya, 1972.

AUTRE ESPÈCE COMPRISE DANS LE GENRE. — *Anserobranta (?) robusta* (Milne-Edwards, 1867-68).

DISTRIBUTION. — Miocène moyen et supérieur.

Anserobranta (?) robusta (Milne-Edwards, 1867-68)

(V) *Anas robusta* Milne-Edwards, 1867-68, vol. 1 : 155, pl. 25 fig. 23-25. — PARIS, 1912 : 290. — LAMBRECHT, 1933 : 359. — BRODKORB, 1964 : 222.
?Anas robusta Milne-Edwards . — LYDEKKER, 1891 : 116.
?Anas cf. *robusta*. — AMMON, 1918 : 35, fig. 7.
Anas (?) robusta Milne-Edwards. — HOWARD, 1964 : 296.
Anserobranta (?) robusta (Milne-Edwards) nov. comb. — CHENEVAL, 1987 : 141, pl. 1 fig. 1.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Espèce d'une taille similaire à l'actuelle *Branta bernicla* (Bernache cravant) ; humérus à dépression brachiale étroite et profonde, à diaphyse très aplatie antéro-postérieurement au-dessus du condyle externe et à épiphyse distale assez élargie par rapport à la diaphyse (CHENEVAL, 1987 : 141).

HOLOTYPE. — Epiphyse distale d'humérus gauche MNHN SA 1234 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1867-68 : pl. 25 fig. 23-25 et CHENEVAL, 1987 : pl. 1 fig. 1.

LOCUS TYPICUS. — Sansan (Gers, France).

STRATUM TYPICUM. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

MATÉRIEL. — Holotype ; radius gauche entier MNHN SA 10677 ; fémur droit entier en mauvais état de conservation SA 10662 ; fragment distal très abîmé de tarsométatarse gauche MNHN SA 1292.

DIMENSIONS. — Tableau 1.

DESCRIPTION. — J'ai comparé l'espèce de Sansan avec les espèces actuelles suivantes : *Anser fabalis* (Oie des moissons), *A. brachyrhynchus* (Oie à bec court), *A. anser* (Oie cendrée), *A. canagica* (Oie empereur), *Branta canadensis* (Bernache du Canada), *B. bernicla* (Bernache cravant).

L'espèce fossile est une oie de petite taille, similaire à *B. bernicla*. Par rapport aux deux genres actuels, l'épiphyse distale de l'humérus se distingue par les caractères suivants : (1) dépression brachiale étroite comme dans le genre *Branta* mais plus profonde ; (2) diaphyse aplatie antéro-postérieurement au-dessus du condyle externe de telle façon que la face externe de la diaphyse est étroite (ce caractère est encore plus marqué dans le genre *Branta*) ; (3) attache du ligament articulaire antérieur plus arrondie que dans le genre *Branta* et creusée d'une fossette bien marquée ; (4) gouttière intercondylienne plus profonde que chez *Branta* ; (5) fosse olécrânienne plus profonde que chez les oies actuelles.

Parmi le nouveau matériel, j'ai trouvé un grand radius d'ansériforme de taille intermédiaire entre celles de *B. bernicla* et *B. canadensis*, ce qui permet d'attribuer cette pièce à *A. (?) robusta*. Le radius n'est pas un os très caractéristique ; on peut simplement signaler que la proéminence ligamentaire est assez prononcée sur la face palmaire de l'os, ce qui rapprocherait un peu plus le fossile de ce que l'on observe dans le genre *Anser*.

Le matériel inédit de Sansan comprend également un grand fémur qui peut être attribué à *A. (?) robusta*. Le mauvais état de conservation ne permet malheureusement pas de comparaison utile avec les genres actuels. Tout au plus peut-on signaler que la crête trochantérienne semble relativement peu saillante comme chez *Anser* et le condyle interne semble assez peu développé et peu saillant sur la face antérieure de l'os comme chez *Branta*.

Source : MNHN, Paris

L'épiphyse de tarsométatarse est très fragmentaire (trochlées des doigts II et III) et ne peut guère être utilisée pour comparer l'espèce fossile. On peut simplement noter que l'aile postérieure de la trochlée du doigt II semble plus développée et plus pointue que chez les genres actuels.

RÉPARTITIONS GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE. — L'espèce n'est pour le moment décrite avec certitude qu'à Sansan. Sur un unique critère de taille, LYDEKKER (1891) rapporte avec incertitude à l'espèce une extrémité distale de tarsométatarse du gisement de Lierheim, près d'Hahnenberg (Miocène moyen d'Allemagne) ; cependant cette pièce n'est pas figurée et toute comparaison étant impossible, cette attribution reste très hypothétique.

De même, AMMON (1918) nomme *A.* cf. *robusta* une extrémité distale d'humérus du Miocène supérieur de Regensburg (Allemagne) ; cette pièce étant très mal figurée et peu décrite, cette attribution reste incertaine.

RAPPORT AVEC LES AUTRES ANSERINAE FOSSILES. — Les Anserinae sont connus avec certitude dès l'Oligocène supérieur mais jusqu'à la fin du Miocène inférieur, seules des espèces proches des cygnes actuels sont décrites, en URSS et en Europe (CHENEVAL, 1987). *Chenornis graculoides* du Miocène inférieur d'Italie (PORTIS, 1885) pouvant être un représentant des Laridae (HOWARD, 1964), l'espèce de Sansan serait l'une des plus anciennes oies connues. Les autres espèces décrites se rapprochent de l'un ou l'autre des genres actuels. *Presbychen abavus* du Miocène moyen de Californie (WETMORE, 1930) et *Eremochen russeli* du Pliocène inférieur d'Oregon (BRODKORB, 1961) ressemblent plus à *Branta* alors que *Anserobranta tarabukini* du Miocène supérieur de Moldavie (KUROCHKIN & GANYA, 1972) et *Heterochen pratensis* du Pliocène inférieur du Nebraska (SHORT, 1970) ressemblent à la fois à *Branta* et *Anser*.

Les genres actuels *Anser* et *Branta* sont connus à partir du Miocène supérieur (BICKART, 1990).

Sous-famille ANATINAE Vigors, 1825

Genre *ANAS* L., 1758

Les deux autres espèces d'Anatidae décrites à Sansan par MILNE-EDWARDS (1867-71), *A. velox* et *A. sansaniensis*, montrent de nombreux caractères propres au genre *Anas* (WOOLFENDEN, 1961) tels l'humérus à crête postérieure de la diaphyse peu marquée le long de l'attache du *latissimus dorsi posterioris* et à fosse pneumatique bien ouverte avec des trabécules osseuses, le métacarpe à bord externe de la trochlée carpienne présentant une proéminence distale, à fosse cunéiforme peu profonde, à attache ligamentaire du processus pisiforme proéminente et large, à attache du fléchisseur située en dessous de la symphyse proximale et à processus du métacarpien alulaire haut et droit, le fémur à diaphyse assez rectiligne et à crête trochantérienne large et saillante, le tibiotarse à épiphyse distale très déjetée du côté interne avec un condyle externe s'étendant plus loin distalement que l'interne.

Anas velox Milne-Edwards, 1867-68

(V) *Anas velox* Milne-Edwards, 1867-68, vol. 1 : 150, pl. 26 fig. 1-18. — LYDEKKER, 1891 : 116. — PARIS, 1912 : 290. — LAMBRECHT, 1933 : 359. — HOWARD, 1964 : 294. — CHENEVAL, 1987 : 142, pl. 1 fig. 2-4.
? *Anas velox* Milne-Edwards. — FRAAS, 1870 : 47.
? *?Anas velox* Milne-Edwards. — SCHLOSSER, 1916 : 33.
Anas cf. *velox*. — GRIGORESCU & KESSLER, 1977 : 103, pl. 5 fig. F-G.
? *Anas* aff. *velox*. — JANOSSY, 1993 : 55, fig. 2.
Nettion velox (Milne-Edwards). — BRODKORB, 1964 : 224.
Nettion cf. *velox*. — SVEC, 1981 : 47, pl. 1 fig. 2-3.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — « Espèce d'une taille légèrement plus petite que l'actuelle *Anas crecca* (sarcelle d'hiver) ; coracoïde à fosse pneumatique profonde et à bord externe de la facette glénoïdale épais ; métacarpe à processus du métacarpien alulaire épais et à facette du doigt III située assez bas » (CHENEVAL, 1987 : 143).

Source : MNHN, Paris

LECTOTYPE. — Métacarpe droit presque complet (manque le petit métacarpien) MNHN SA 1230 figuré *in* MILNE-EDWARDS, 1867-68 : pl. 26 fig. 1-5 et CHENEVAL, 1987 : pl. 1 fig. 2

PARALECTOTYPES. — Coracoïde droit presque complet MNHN SA 1232 figuré *in* MILNE-EDWARDS, 1867-68 : pl. 26 fig. 6-8 et CHENEVAL, 1987 : pl. 1 fig. 3 ; épiphyse proximale d'ulna gauche MNHN SA 1231 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1867-68 : pl. 26 fig. 17-18 et CHENEVAL, 1987 : pl. 1 fig. 4.

LOCUS TYPICUS. — Sansan (Gers, France).

STRATUM TYPICUM. — Miocène, Astaracien, zone MN6.

MATÉRIEL. — Lectotype ; paralectotypes ; coracoïdes droits presque complets MNHN SA 10283, 14003 ; épiphyses proximales de coracoïdes gauches MNHN SA 1298, 1300, 14004-14006 ; extrémité distale d'humérus gauche MNHN SA 14009 ; extrémité distale de radius gauche MNHN SA 14008 ; métacarpes presque complets gauche MNHN SA 10667 et droits MNHN SA 1250, 1463 ; moitiés proximales de métacarpes gauches MNHN SA 1288, 14007 et droit MNHN SA 1404 ; fragments distaux de métacarpes gauches MNHN SA 1409, 14109-14110 et droit MNHN SA 1284 ; fragments distaux de tibiotarse gauche MNHN SA 1213 et droit MNHN SA 14001.

DIMENSIONS. — Tableau 1.

DESCRIPTION. — J'ai pu comparer l'espèce de Sansan avec les espèces actuelles suivantes : *Anas strepera* (Canard chipeau), *A. crecca* (Sarcelle d'hiver), *A. platyrhynchos* (Canard colvert), *A. luzonica* (Canard des Philippines), *A. specularoides* (Canard huppé), *A. querquedula* (Sarcelle d'été) et *A. clypeata* (Canard souchet).

Par sa petite taille, *A. velox* se distingue aisément des plus grandes espèces ; elle se rapproche le plus de la petite espèce *A. crecca* dont la taille est légèrement supérieure à la sienne.

Par rapport à *A. crecca*, l'espèce *A. velox* présente les différences suivantes :

— Coracoïde : (1) surface coraco-humérale un peu plus large ; (2) fosse pneumatique plus profondément creusée en arrière de la facette furculaire ; (3) bord externe de la facette glénoïdale plus épais et un peu plus saillant ; (4) angle interno-distal plus obtus, surmonté d'un rebord plus épais au-dessus de la facette sternale et plus saillant du côté interne de l'os.

— Humérus : (1) fossette au-dessus de la proéminence ectépicondylienne un peu mieux marquée ; (2) bord distal de l'ectépicondyle plus arrondi et descendant légèrement moins distalement ; (3) gouttière tricipitale externe peu marquée ; (4) sillon intercondylien légèrement plus large.

— Ulna : pas de différence notable avec *A. crecca* mis à part une proéminence du ligament articulaire antérieur un peu plus saillante et une impression du *brachialis anticus* un peu plus profonde.

— Radius : pas de différence notable.

— Métacarpe : (1) processus du métacarpien alulaire un peu plus épais, à attache de l'extenseur un peu plus importante ; (2) facette du doigt III presque à la même hauteur que celle du doigt II comme chez *A. querquedula* (chez les autres *Anas* observées, la facette du doigt III est située nettement plus haut que celle du doigt II) ; (3) gouttière entre les facettes digitales plus profonde.

— Tibiotarse : les fragments sont en assez mauvais état de conservation. On peut signaler que la fosse intercondylienne antérieure semble plus profonde que chez les espèces actuelles ; la proéminence externe semble également moins marquée.

REMARQUE. — Aucun holotype n'ayant été désigné par MILNE-EDWARDS, j'ai désigné le métacarpe MNHN SA 1230 comme lectotype (CHENEVAL, 1987) ; les autres pièces figurées par MILNE-EDWARDS deviennent donc des paralectotypes.

Parmi ce matériel-type, je n'ai pas pu retrouver l'épiphyse distale de tibiotarse gauche (MILNE-EDWARDS, 1867-71 : pl. 26, fig. 9-16).

A. velox est une espèce assez abondante à Sansan ; le matériel observé représente un nombre minimal de cinq individus.

Source : MNHN, Paris

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *A. velox* n'est décrite avec certitude que dans le gisement de Sansan. FRAAS (1870) attribue à cette espèce un coracoïde du gisement de Steinheim (Miocène inférieur d'Allemagne) ; de même SCHLOSSER (1916) indique dans le gisement d'Attenfeld (Miocène moyen d'Allemagne) une extrémité distale de tibiotarse et une phalange qu'il attribue avec doute à *A. velox* ; ces pièces n'étant pas figurées, leur attribution spécifique ne peut être garantie.

GRIGORESCU & KESSLER (1977) décrivent une épiphyse distale d'ulna du gisement de Credinta (Miocène supérieur de Roumanie) sous l'appelation *A.* cf. *velox* ; tant par sa taille que par sa morphologie, cette pièce me semble effectivement appartenir à cette espèce.

De même JANOSSY (1993) décrit, sous l'appelation *A.* aff. *velox*, des fragments d'humérus du gisement de Rudabanya (Miocène supérieur de Hongrie). Ces fragments, en mauvais état de conservation, sont d'une taille légèrement plus faible que l'humérus de Sansan ; seule une comparaison directe permettrait de définir si les restes de Rudabanya appartiennent bien à *A. velox*.

Enfin SVEC (1981) décrit, sous le nom de *Nettion* cf. *velox*, des coracoïdes plus ou moins fragmentaires et une épiphyse distale de tibiotarse à Dolnice (Miocène inférieur de République tchèque) ; le coracoïde entier (1981 : pl. 1, fig. 2a) est un peu plus grand que celui de Sansan mais ses caractères me semblent effectivement correspondre à ceux de *A. velox*.

Anas sansaniensis Milne-Edwards, 1867-68

(V) *Anas sansaniensis* Milne-Edwards, 1867-68, vol. 1 : 153, pl. 25 fig. 26-30, pl. 26 fig. 19-22. — LYDEKKER, 1891 : 116. — PARIS, 1912 : 290. — LAMBRECHT, 1933 : 358. — BRODKORB, 1964 : 222. — HOWARD, 1964 : 295. — CHENEVAL, 1987 : 144, pl. 1 fig. 5-6.
« Oiseau de la taille de *A. consobrina* ». — DEPÉRET, 1887 : 288.
Anas aff. *consobrina*. — DOUXAMI, 1896 : 120.
Anas sp. — ENNOUCHI, 1930 : 33, 62, 118.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — « Espèce d'une taille comparable à l'actuelle *Anas platyrhynchos* (canard colvert) ; humérus à tête montrant un angle marqué au niveau de la tubérosité interne, à fosse pneumatique haute et à entépicondyle arrondi et peu saillant ; métacarpe à processus du métacarpien alulaire rectiligne et bien développé latéralement ; tibiotarse à pont sus-tendineux très épais et à condyle interne très déjeté du côté interne de l'os » (CHENEVAL, 1987 : 145).

LECTOTYPE. — Epiphyse distale de tibiotarse gauche MNHN SA 1223 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1867-68 : pl. 25 fig. 26-30 et CHENEVAL, 1987 : pl. 1 fig. 5.

PARALECTOTYPE. — Epiphyse distale d'humérus droit MNHN SA 1233 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1867-68 : pl. 26 fig. 19-22 et CHENEVAL, 1987 : pl. 1 fig. 6.

LOCUS TYPICUS. — Sansan (Gers, France).

STRATUM TYPICUM. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

MATÉRIEL. — Lectotype ; paralectotype ; diaphyse de coracoïde gauche MNHN SA 1407 ; fragments craniaux de scapulas MNHN SA 1282, 1319, 10277, 14012 ; moitié proximale d'humérus droit MNHN SA 10226 ; moitié distale d'humérus gauche MNHN SA 1249, 14010 ; moitié proximale de radius gauche MNHN SA 10669 ; moitiés proximales de métacarpes gauche MNHN SAN 636 et droit MNHN SA 1401 ; moitié distale de métacarpe droit MNHN SA 1496 ; phalange I du doigt majeur de l'aile MNHN SA 14011.

DIMENSIONS. — Tableau 1.

DESCRIPTION. — Parmi les espèces auxquelles elle a été comparée, *A. sansaniensis* se rapproche davantage, par sa taille, des plus grands canards actuels *A. platyrhynchos* (Canard colvert), *A. luzonica* (Canard des Philippines) et *A. specularoides* (Canard huppé) ; l'espèce fossile présente par rapport à ces trois espèces les différences suivantes (le matériel de Sansan a été complété par celui du gisement de La Grive-Saint-Alban) :

Source : MNHN, Paris

— Coracoïde : (1) tête plus petite et surface coraco-humérale plus fine ; (2) facette furculaire creusée d'une petite fossette très profonde comme chez *A. strepera* et *A. querquedula* ; (3) fosse pneumatique très profondément creusée le long de la fossette glénoïdale comme chez *A. luzonica* ; (4) ligne intermusculaire antérieure assez saillante ; (5) angle interno-distal assez épais, obtus et sans fine crête saillante sur le bord latéral de l'os, se rapprochant ainsi un peu plus de *A. strepera* ; (6) facette sternale assez haute comme chez *A. platyrhynchos*.

— Scapula : (1) taille nettement plus petite que chez *A. platyrhynchos* ; (2) acromion plus fin et un peu plus pointu ; (3) articulation furculaire moins marquée ; (4) articulation coracoïdienne plus sphéroïde et un peu plus saillante.

— Humérus : (1) crête deltoïde assez épaisse ; (2) bord postéro-distal de la tête formant un angle assez marqué à la hauteur de la tubérosité interne comme chez *A. luzonica* et *A. specularoides* (la tête forme un surplomb nettement plus marqué au-dessus de la fosse capitale sur l'exemplaire de Sansan que sur celui de La Grive-Saint-Alban ; cette différence d'ordre individuelle se retrouve également chez les espèces actuelles) ; (3) fosse pneumatique très haute comme chez *A. specularoides* ; (4) tubérosité externe assez allongée et attache du *latissimus dorsi posterioris* un peu plus éloignée de cette tubérosité ; (5) attache du ligament articulaire antérieur assez petite et séparée du condyle interne par une gouttière plus profonde ; (6) entépicondyle assez arrondi et peu saillant distalement comme chez *A. clypeata* ; (7) condyle externe un peu moins saillant, en vue distale, sur la face antérieure de l'os.

— Radius : pas de différence notable.

— Ulna : (1) présence d'une petite fossette à la base de l'olécrâne sur la face interne de l'os comme chez *A. specularoides* ; (2) crête peu saillante entre l'aire intercotylienne et le bord antérieur du condyle interne ; (3) proéminence du ligament articulaire antérieur assez allongée ; (4) impression du *brachialis anticus* très longue et assez superficielle comme chez *A. luzonica*.

— Phalange I du doigt majeur de l'aile : pas de différence notable.

— Fémur : (1) tête un peu moins saillante du côté interne de l'os et fosse un peu moins profonde entre tête et crête trochantérienne ; (2) fosse poplitée assez large, profonde et bordée du côté interne d'une fine crête assez saillante comme chez *A. specularoides* ; (3) condyle interne assez large, en vue latérale, comme chez *A. platyrhynchos* ; (4) en vue distale, condyle externe un peu plus étroit sur la face postérieure et angle entre ce condyle et le condyle fibulaire un peu plus ouvert, ressemblant ainsi davantage à *A. specularoides*.

— Tibiotarse : (1) gouttière tendineuse assez large et assez profonde, à bord interne très large et à bord externe formant une longue crête assez saillante, disposition qui rappelle celle de *A. specularoides* ; (2) pont sus-tendineux très épais comme chez *A. platyrhynchos* mais moins oblique que chez cette espèce ; (3) condyle interne beaucoup plus saillant antérieurement et plus déjeté du côté interne que chez les espèces actuelles du genre de telle façon que la fosse intercondylienne antérieure apparaît nettement plus large ; (4) condyle externe à face antérieure semblant très arrondie comme chez *A. specularoides* et *A. luzonica* ; (5) surface intercondylienne postérieure assez plate comme chez *A. platyrhynchos*.

— Tarsométatarse : (1) condyle interne profond, à bord interne mince et bien saillant ; (2) proéminence intercotylienne pointue comme chez *A. specularoides* ; (3) en vue interne, crête calcanéenne interne de l'hypotarse nettement plus haute que chez les espèces actuelles ; (4) foramen distal large et gouttière de l'extenseur externe bien marquée comme chez *A. platyrhynchos*.

Remarque. — Parmi le matériel décrit par Milne-Edwards (1867-68), j'ai désigné comme lectotype le fragment de tibiotarse MNHN SA 1223 (Cheneval, 1987).

Le matériel observé représente un nombre minimal de deux individus.

Répartitions stratigraphique et géographique. — *A. sansaniensis* a également été décrite dans le gisement astaracien de La Grive-Saint-Alban (Isère ; zone MN 7) où la présence d'un anatidae avait été signalée par les anciens auteurs (Depéret, 1887 ; Douxami, 1896 ; Ennouchi, 1930).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1. — Dimensions des os longs, en mm, des Anatidae de Sansan. (*) = mesures estimées.
TABLE 1. — Anatidae of Sansan, mensuration of long bones, in mm. (*) = estimated measures.

	A. (?) robusta		*Anas velox*				*Anas sansaniensis*				*Aythya chauvirae*			
	Moy.	n	Extrêmes	Moy.	n	Var.	Extrêmes	Moy.	n	Var.	Extrêmes	Moy.	n	Var.
Coracoïde														
Longueur totale	-	-	-	37,8*	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Longueur partielle	-	-	31,86-35,44	34,2	3	2,04	-	-	-	-	-	-	-	-
Largeur diaphyse	-	-	2,96-4,04	3,5	7	0,37	-	5,1	1	-	-	4,0*	1	-
Largeur distale	-	-	-	14,2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Phalange alaire														
Longueur totale	-	-	-	-	-	-	-	20,9	1	-	-	-	-	-
Humérus														
Largeur proximale	-	-	-	-	-	-	-	19,0*	1	-	-	13,60*	1	-
Largeur diaphyse	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,30*	1	-
Diamètre diaphyse	-	-	-	-	-	-	-	4,4	1	-	3,32-3,36	3,3	2	0,03
Largeur distale	18,8	1	-	12,0	1	-	12,92-13,54	13,2	3	0,31	8,64-9,08	8,8	4	0,20
Ulna														
Largeur proximale	-	-	-	6,5	1	0,42	-	-	-	-	-	6	1	-
Diamètre prox.	-	-	-	8,3	1	0,68	-	-	-	-	-	7,3	1	-
Diagonale prox.	-	-	-	5,7	1	0,45	-	-	-	-	-	5,1	1	-
Largeur diaphyse	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,24-3,46	3,3	2	0,15
Diagonale distale	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,98-5,90	5,6	3	0,51
Radius														
Longueur totale	117,3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Largeur proximale	7,0	1	-	-	-	-	-	4,2	1	-	-	-	-	-
Diamètre prox.	7,0*	1	-	-	-	-	-	4,9	1	-	-	-	-	-
Largeur diaphyse	4,8	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Largeur distale	9,5	1	-	3,9	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Métacarpe														
Longueur totale	-	-	27,58-34,46	31,2	4	2,98	-	-	-	-	-	-	-	-
Largeur prox.	-	-	7,98-8,76	8,4	6	0,32	11,50-11,98	11,7	2	0,34	-	-	-	-
Largeur diaphyses	-	-	-	3,8*	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Largeur distale	-	-	3,98-5,26	4,7	5	0,46	-	7,1	1	-	-	-	-	-
Fémur														
Longueur totale	68,3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	38,9	1	-
Longueur partielle	66,4	1	-	-	-	-	-	-	-	-	36,90*-37,54	37,2	2	0,45
Largeur prox.	14,8	1	-	-	-	-	-	-	-	-	8,94-8,98	8,9	2	0,03
Diamètre prox.	12,4	1	-	-	-	-	-	-	-	-	5,46-5,50*	5,5	2	0,03
Largeur distale	18,0*	1	-	-	-	-	-	-	-	-	8,36-8,90	8,6	2	0,38
Diamètre distal	12,7	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7,1	1	-
Tibiotarse														
Largeur diaphyse	-	-	-	2,5	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Diamètre diaphyse	-	-	-	1,9	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Largeur distale	-	-	-	5,7	1	-	-	8,7	1	-	-	-	-	-

(*) = mesures estimées.

Source : MNHN, Paris

Peu de pièces sont communes dans le matériel provenant des deux gisements. Cependant les quelques comparaisons possibles ne m'ont pas permis de mettre en évidence des différences susceptibles de séparer spécifiquement les deux lots de matériel ; les individus de La Grive-Saint-Alban semblent seulement d'une taille légèrement plus grande que ceux de Sansan.

RAPPORT AVEC LES AUTRES FOSSILES DU GENRE *ANAS*. — La plus ancienne espèce rapportée au genre est *A. oligocaena* de l'Oligocène supérieur de Sibérie (TOUGARINOV, 1940). Cependant, certains caractères de l'humérus-type me paraissent être des caractères de Dendrocygninae ; cette espèce pourrait donc être un représentant du genre *Dendrochen*, décrit dans le Miocène inférieur du Sud Dakota et d'Europe, dont le gisement français de Saint-Gérand-le-Puy (CHENEVAL, 1983a, 1983b). Cette position serait plus en accord avec l'idée que les Anatinae seraient apparus plus tardivement que les Dendrocygninae (CHENEVAL, 1987).

Au Miocène inférieur, *A. basaltica* et *A. skalicensis* de Tchécoslovaquie sont peu décrites et mal figurées et leur attribution générique est incertaine (HOWARD, 1964). En Afrique du Sud, *A. luederitzensis* (LAMBRECHT, 1929) présente un humérus qui semble plus proche du genre *Aythya* (CHENEVAL, 1987). Enfin *A. integra* du Sud Dakota (MILLER, 1944) pourrait être également un représentant du genre *Dendrochen* et peut-être un synonyme de l'espèce *D. robusta* décrite dans le même gisement (CHENEVAL, 1987).

Il en résulte que les restes décrits à Sansan représenteraient les plus anciennes espèces attribuées avec certitude au genre *Anas*. Une autre espèce de même âge, *A. risgoviensis*, est décrite dans le gisement allemand de Regensburg (AMMON, 1918) ; primitivement confondue avec *Dendrochen blanchardi* de Saint-Gérand-le-Puy (FRAAS, 1870), cette espèce nécessite une description complète.

Au Miocène supérieur, *A. isarensis* d'Allemagne (LAMBRECHT, 1933) est connue par une scapula ; d'après la figuration (LAMBRECHT, 1933, fig. 123 p. 362), cette espèce serait d'une taille plus grande que *A. sansaniensis*.

Dès le Pliocène, les restes fossiles d'*Anas* sont nettement plus nombreux et les espèces fossiles multiples. Les espèces actuelles sont également signalées dans de nombreux gisements pléistocènes un peu partout dans le monde.

Genre *AYTHYA* Boie, 1822

Ce genre regroupe de petits canards plongeurs (ou fuligules) qui se différencient des autres genres d'Anatinae en particulier par un humérus à fosse pneumatique fermée, à diaphyse relativement plus fine et à facette du ligament articulaire antérieur moins élevée et un fémur à fosse poplitée très profonde (WOOLFENDEN, 1961).

Par certains de ces caractères, le genre *Aythya* se rapproche des Anatidae de la sous-famille des Merginae (eiders, garrots, macreuses et harles) qui sont également plongeurs mais il s'en distingue par l'humérus à impression du *brachialis anticus* bien marquée avec bord médio-distal bien défini, à condyles distaux pivotés de telle sorte que l'entépicondyle est plus haut que l'ectépicondyle quand la face palmaire est posée à plat (si bien que le plancher palmaire de la fosse olécrânienne est également plat) et à sillon intercondylien confluant à la fosse olécrânienne, sans crête transversale les séparant et le fémur à trochanter s'étendant plus loin en vue proximale, à tête plus petite en vue proximale et à face médiale du condyle interne moins évasée latéralement (WOOLFENDEN, 1961).

Parmi le matériel d'Anatinae de Sansan, des pièces, parfois mélangées avec les os d'*Anas velox* malgré une taille légèrement plus grande, présentent des caractères du genre *Aythya*. En particulier les fémurs présentent la fosse poplitée particulièrement profonde caractéristique d'un anatidae plongeur mais dont la forme du trochanter et la diaphyse non comprimée ne correspondent pas à un Merginae mais bien à un représentant du genre *Aythya*.

Source : MNHN, Paris

Aythya chauvirae Cheneval, 1987

Aythya chauvirae Cheneval, 1987 : 148, pl. 1 fig. 7.

DIAGNOSE. — « Espèce d'une taille similaire à l'actuelle *Aythya baeri* (fuligule de Baer) ; humérus à entépicondyle arrondi distalement et peu saillant sur la face anconale et à gouttière tricipitale bien marquée ; ulna à condyle externe peu saillant sur la face palmaire et à bord distal peu arrondi ; fémur à fosse poplitée très large et très profonde et à diaphyse robuste par rapport à l'épiphyse distale » (CHENEVAL, 1987 : 149).

HOLOTYPE. — Fémur gauche presque complet MNHN SA 1457 figuré *in* CHENEVAL, 1987 : pl. 1 fig. 7.

LOCUS TYPICUS. — Sansan (Gers, France).

STRATUM TYPICUM. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

MATÉRIEL. — Holotype ; coracoïde droit presque complet MNHN SA 10276 ; moitié proximale d'humérus droit MNHN SA 10275 ; fragments distaux d'humérus gauches MNHN SA 1280, 10243, 14112 et droit MNHN SA 1215 ; épiphyse proximale d'ulna droite MNHN SA 1430 ; fragments distaux d'ulnas droites MNHN SA 1279, 1467, 14111 ; fémur gauche entier MNHN SA 14002 ; moitié distale de fémur gauche MNHN SA 10229.

DIMENSIONS. — Tableau 1.

DESCRIPTION. — Le fuligule de Sansan a été comparé avec les espèces actuelles suivantes : *Aythya ferina* (Fuligule milouin), *A. baeri* (Fuligule de Baer), *A. nyroca* (Fuligule nyroca), *A. fuligula* (Fuligule morillon) et *A. marila* (Fuligule milouinan).

Outre les caractères propres aux fuligules, *A. chauvirae* se distingue de *Anas velox* du même gisement par une taille un peu plus grande ; en effet *Anas velox* a une taille similaire à celle de l'actuelle *Anas crecca* alors que *Aythya chauvirae* se rapproche de *Aythya baeri* elle-même plus grande que *Anas crecca*.

A. chauvirae a une taille également proche des actuelles *A. nyroca* et *A. marila*. Le fuligule fossile se distingue des espèces actuelles par les caractères suivants :

— Coracoïde : le seul exemplaire est en très mauvais état de conservation, rendant toute description impossible. Par sa diaphyse assez large (tableau 1), cet os me semble trop grand pour appartenir à *Anas velox* et il est donc raisonnable de l'inclure dans le matériel du fuligule malgré le manque de caractères distinctifs visibles.

— Humérus : (1) crête de la face anconale de la diaphyse un peu plus marquée en dessous de l'attache pectorale ; (2) impression du *brachialis anticus* un peu moins profonde distalement ; (3) attache du ligament articulaire antérieur un peu plus petite ; (4) sillon intercondylien plus large ; (5) entépicondyle assez arrondi distalement comme chez *A. ferina* et un peu moins saillant sur la face anconale que chez les espèces actuelles ; (6) fosse olécrânienne plus étroite ; (7) gouttière tricipitale interne beaucoup plus marquée.

— Ulna : (1) olécrâne plus fin ; (2) dépression huméro-ulnaire un peu plus profonde ; (3) cotyle externe un peu moins saillant du côté externe de l'os ; (4) attache tricipitale formant une gouttière plus profonde en dessous du bord du cotyle externe ; (5) dépression radiale proximale plus petite ; (6) impression du *brachialis anticus* un peu plus superficielle et proéminence du ligament articulaire antérieur

Source : MNHN, Paris

plus petite ; (7) tubérosité carpienne moins développée ; (8) condyle externe un peu moins saillant sur la face palmaire et à bord distal peu arrondi comme chez *A. nyroca*.

— Fémur : (1) tête semblant un peu plus petite ; (2) crête trochantérienne assez saillante comme chez *A. ferina* ; (3) diaphyse assez robuste par rapport à l'épiphyse distale comme chez *A. ferina* et *A. baeri* ; (4) fosse poplitée très large et très profonde comme chez *A. nyroca* et *A. marila* et remontant assez haut sur la diaphyse comme chez cette dernière espèce ; (5) gouttière rotulienne moins profonde.

REMARQUE. — *A. chauvirae* est assez abondante à Sansan. Le matériel observé représente au minimum trois individus.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Pour le moment, *A. chauvirae* n'est connue que dans le gisement de Sansan.

Dans le gisement sarmatien de Credinta (Miocène supérieur de Roumanie) est signalé un radius sous l'appellation *Aythya* sp. (GRIGORESCU & KESSLER, 1977). Par ses dimensions légèrement plus faibles que celles de l'actuelle *A. nyroca*, cet os pourrait appartenir à *A. chauvirae* mais aucune comparaison n'est pour le moment possible.

RAPPORT AVEC LES AUTRES ESPÈCES DU GENRE *AYTHYA*. — Les fuligules fossiles sont très rares et l'attribution générique de la plupart des espèces est trop souvent incertaine.

Un humérus, contenu dans un bloc de sédiment de l'Oligocène supérieur (ou du Miocène inférieur ?) de France est décrit sous le nom de *Aythya arvernensis* (LYDEKKER, 1891). Cette pièce est en très mauvais état de conservation et n'a jamais été figurée. De plus, LYDEKKER indique seulement que le fossile provient du Puy-de-Dôme, sans autre précision ; de par l'âge ce pourrait être un fossile d'un des nombreux gisements de la région de Clermont-Ferrand mais en aucun cas du gisement de Saint-Gérand-le-Puy (Allier) où cette espèce est parfois citée.

A. meyerii du Miocène supérieur de Suisse (MILNE-EDWARDS, 1867-68), primitivement classée dans le genre *Anas*, est décrite sur un bloc contenant un tarsométatarse écrasé et quelques phalanges. Les épiphyses du tarsométatarse manquent et l'ensemble du matériel est en très mauvais état de conservation.

Les espèces *A. aretina* et *A. sepulta* du Pliocène supérieur d'Italie (PORTIS, 1888) sont en fait des représentants du genre *Anas* (CHENEVAL, 1987). Les espèces *A. robusta*, *A. reclusa* et *A. effodiata* du Pléistocène d'Australie ont été mises en synonymie avec des espèces actuelles (OLSON, 1977b) : *A. robusta* avec *Anas superciliosa*, *A. reclusa* avec *A. australis* et *A. effodiata* avec *Leucosarcia proevisa* (Columbiformes).

Ainsi, si l'on excepte *A. arvernensis* et *A. meyerii*, d'attribution encore incertaine tant qu'elles n'auront pas été décrites plus complètement, l'espèce *A. chauvirae* serait la plus ancienne espèce fossile actuellement connue du genre *Aythya*.

A. shihuibas du Miocène supérieur de Chine (HOU, 1985) semble légèrement plus petite que *A. chauvirae* ; son humérus se distingue des formes actuelles par une tête plus petite, une tubérosité externe mal définie, un sillon ligamentaire profond et une surface bicipitale petite, caractères que l'on ne retrouve pas sur l'humérus de *A. chauvirae*.

Les deux espèces décrites dans le Pliocène moyen de Mongolie, *A. spatiosa* de Tchono-Khariakh et *A. magna* de Kirgiz-Nur (KUROCHKIN, 1985) sont d'une taille un peu plus grande que celle de *A. chauvirae*.

Les espèces actuelles sont abondamment représentées dans les gisements pléistocènes d'Amérique du Nord, d'Europe et d'Asie.

Source : MNHN, Paris

Ordre ACCIPITRIFORMES (Vieillot, 1816)

Sous-ordre ACCIPITRES Vieillot, 1816

Famille ACCIPITRIDAE (Vieillot, 1816)

Sous-famille ACCIPITRINAE (Vieillot, 1816)

Genre ***HALIAEETUS*** Savigny, 1809

Haliaeetus piscator Milne-Edwards, 1869-71

Fig. 2

(V) *Haliaetus piscator* Milne-Edwards, 1869-71, vol. 2 : 464, pl. 185, fig. 9-11.
Haliaëtus piscator Milne-Edwards. — Lydekker, 1891 : 24. — Paris, 1912 : 288. — Lambrecht, 1933 : 406.
Haliaetus piscator Milne-Edwards . — Brodkorb, 1964 : 268.

Diagnose émendée. — Espèce d'une taille un peu plus faible que l'actuel *Haliaeetus vocifer* ; métacarpe à processus du métacarpien alulaire moyennement développé, à facette polliciale saillante sur la face externe, à tubérosité intermétacarpienne relativement éloignée de la symphyse métacarpienne ; phalanges digitales aux extrémités proximales relativement grêles.

Holotype. — Extrémité proximale de métacarpe gauche MNHN SA 14034 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 185 fig. 9-11.

Locus typicus. — Sansan (Gers, France).

Stratum typicum. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

Matériel. — Holotype ; ? extrémité proximale de métacarpe droit fortement écrasée MNHN SA 10281 ; deuxième phalange du doigt II droit MNHN SA 14028 ; troisièmes phalanges du doigt III droites MNHN SA 14029-14030.

Dimensions. — Tableau 2.

Description. — L'espèce de Sansan a été comparée avec les espèces actuelles suivantes : *Pernis apivorus* (Bondrée apivore), *Milvus migrans* (Milan noir), *Haliaeetus vocifer* (Pygargue vocifer), *Neophron percnopterus* (Vautour percnoptère), *Necrosyrtes monachus* (Vautour charognard), *Aegypius monachus* (Vautour moine), *Circaetus gallicus* (Circaète Jean-le-Blanc), *Circus cyaneus* (Busard Saint-Martin), *C. pygargus* (Busard cendré), *C. aeruginosus* (Busard des roseaux), *Accipiter nisus* (Épervier d'Europe), *A. gentilis* (Autour des palombes), *Buteo buteo* (Buse variable), *Aquila clanga* (Aigle criard), *Aquila chrysaetos* (Aigle royal) et *Hieraaetus fasciatus* (Aigle de Bonelli).

Le métacarpe de taille assez forte, comparable à celle de *Haliaeetus vocifer*, *Circaetus gallicus* et *Aquila clanga*, permet de distinguer le fossile de genres regroupant des espèces de plus petite taille tels *Pernis*, *Milvus*, *Circus*, *Accipiter* et *Buteo*.

Le processus du métacarpien alulaire est bien développé et assez allongé (Fig. 2), ce qui le distingue de celui de *Pernis*, *Milvus*, *Aegypius*, *Necrosyrtes*, *Accipiter* et *Buteo*. Sa face externe est creusée d'une fossette bien marquée que l'on observe peu chez *Pernis*, *Milvus*, *Necrosyrtes*, *Circaetus*, *Accipiter* et *Buteo* ; par contre chez *Aegypius*, cette fossette est pneumatisée, de même que toute la trochlée carpienne et la symphyse métacarpienne proximale ce qui permet, outre la forte différence de taille, de distinguer le fossile de ce genre. Chez *Neophron*, le processus du métacarpien alulaire est un peu plus développé, de même que chez *Circus* où il est aussi plus effilé ; chez *Accipiter* le processus effilé est également recourbé

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2. — *Haliaeetus piscator*, *Hieraaetus edwardsi*, dimensions des os longs, en mm.
TABLE 2. — Haliaeetus piscator, Hieraaetus edwardsi, *mensuration of long bones, in mm.*

	Haliaeetus piscator				*Hieraaetus edwardsi*			
	Extrêmes	Moy.	n	Var.	Extrêmes	Moy.	n	Var.
Coracoïde								
Longueur partielle	-	-	-	-	-	46,5	1	-
Largeur distale	-	-	-	-	-	17,2*	1	-
Ulna								
Largeur distale	-	-	-	-	-	10,4*	1	-
Métacarpe								
Largeur proximale	-	18,1	1	-	-	-	-	-
Épaisseur trochlée	-	6,9	1	-	-	-	-	-
Tibiotarse								
Largeur proximale	-	-	-	-	-	11,0	1	-
Diagonale proximale	-	-	-	-	-	15,7	1	-
Largeur distale	-	-	-	-	-	9,0	1	-
Tarsométatarse								
Largeur diaphyse	-	-	-	-	-	5,4	1	-
Largeur distale	-	-	-	-	-	12,6	1	-
Diagonale distale	-	-	-	-	-	8,2	1	-
Phalange 1 du doigt I								
Longueur totale	-	-	-	-	26,6-34,5	30,5	2	5,59
Largeur proximale	-	-	-	-	10,1-14,3	11,8	3	2,23
Épaisseur proximale	-	-	-	-	5,5-6,7	6,0	3	0,62
Largeur distale	-	-	-	-	6,9-8,4	7,9	3	0,87
Épaisseur distale	-	-	-	-	5,9-8,0	7,3	3	1,21
Phalange 2 du doigt II								
Longueur totale	-	33,5	1	-	-	-	-	-
Largeur proximale	-	9,8	1	-	-	-	-	-
Épaisseur proximale	-	8,3	1	-	-	-	-	-
Largeur distale	-	8,8	1	-	-	-	-	-
Épaisseur distale	-	8,4	1	-	-	-	-	-
Phalange 2 du doigt III								
Longueur totale	-	-	-	-	10,0-16,1	12,2	4	2,90
Largeur proximale	-	-	-	-	4,4-7,3	5,4	4	1,31
Épaisseur proximale	-	-	-	-	3,6-6,8	4,8	4	1,40
Largeur distale	-	-	-	-	4,0-7,5	5,1	4	1,65
Épaisseur distale	-	-	-	-	3,1-5,0	3,7	4	0,87
Phalange 3 du doigt III								
Longueur totale	25,1-25,2	25,1	2	0,07	17,8-22,4	20,1	2	3,25
Largeur proximale	7,1	7,1	2	0,00	5,4-5,9	5,7	2	0,35
Épaisseur proximale	6,2-6,3	6,2	2	0,07	4,4-5,1	4,8	2	0,49
Largeur distale	5,5-6,1	5,8	2	0,42	4,0-5,0	4,5	2	0,71
Épaisseur distale	5,2-6,0	5,6	2	0,56	4,0-4,5	4,2	2	0,35
Phalange 1 du doigt IV								
Longueur totale	-	-	-	-	17,3-22,0	19,6	2	3,32
Largeur proximale	-	-	-	-	4,8-7,6	6,2	2	1,98
Épaisseur proximale	-	-	-	-	3,6-6,1	4,8	2	1,77
Largeur distale	-	-	-	-	3,3-5,2	4,2	2	1,34
Épaisseur distale	-	-	-	-	3,0-4,7	3,8	2	1,20

(*) = mesures estimées.

Source : MNHN, Paris

davantage vers le haut et vers la face interne de l'os. La facette polliciale est très développée chez le fossile, sa partie la plus externe formant en vue distale une pointe très saillante sur la face externe de l'os ; cette saillie ne s'observe pas chez *Pernis*, *Milvus*, *Neophron*, *Aegypius* et *Necrosyrtes* et elle est un peu plus émoussée chez *Circaetus*, *Buteo* et *Aquila*.

Sur la face interne de la trochlée carpienne, la fosse ligamentaire interne est moins profonde que chez *Accipiter* et *Buteo* chez lesquels le bord de la lèvre interne de la trochlée est plus saillant.

Sur le gros métacarpien, la tubérosité intermétacarpienne est située relativement plus loin de la symphyse métacarpienne proximale que chez *Pernis*, *Milvus*, *Neophron*, *Aegypius*, *Necrosyrtes*, *Circaetus*, *Accipiter* et *Buteo*.

Enfin le petit métacarpien présente sur la face interne une rugosité d'attache ligamentaire qui remonte très haut, se terminant très près du processus pisiforme ; cette proximité ne s'observe pas chez *Milvus*, *Aegypius*, *Aquila* et *Hieraaetus*.

Il résulte de l'observation des caractères principaux de l'épiphyse proximale du métacarpe que le fragment fossile ressemble le plus aux genres actuels *Haliaeetus*, *Aquila* et *Hieraaetus*. Cependant le fossile se distingue des deux derniers genres par un processus du métacarpien alulaire un peu moins recourbé vers le haut et creusé sur la face externe d'une fossette plus prononcée, par l'attache ligamentaire très proche du processus pisiforme et par l'absence de petite fossette creusée à l'intérieur de la symphyse intermétarpienne proximale.

Par rapport à l'actuel *Haliaeetus vocifer*, *H. piscator* se distingue par les caractères suivants : (1) processus du métacarpien alulaire un peu moins développé en direction palmaire ; (2) en vue distale, facette polliciale un peu plus petite, à partie externe en ovale étroit et à pointe plus saillante vers la face externe de l'os ; (3) sur la face interne, facette polliciale limitée par une fossette un peu moins profonde ; (4) tubérosité intermétacarpienne située un peu plus loin de la symphyse métacarpienne proximale.

Un autre fragment proximal de métacarpe semble être attribuable à *H. piscator*. Cependant cette épiphyse a été fortement écrasée antéro-postérieurement ; la déformation qui en a résulté rend toute description impossible. La détermination de cette pièce reste donc hypothétique.

Les phalanges des doigts de la patte ont toutes une taille légèrement plus faible que celle de leurs homologues chez l'actuel *H. vocifer* et elles ne présentent pas de différences caractéristiques.

Remarques. — Si j'ai eu la chance de retrouver l'holotype parmi le matériel encore inédit de Sansan, il n'en est pas de même des phalanges figurées par Milne-Edwards (1869-71 : pl. 185 fig. 12-13, 14-15 et 28-29) dont aucune ne correspond aux phalanges décrites ci-dessus ; par leurs dimensions, ces phalanges pourraient effectivement appartenir à *H. piscator* ainsi que le supposait Milne-Edwards.

Le matériel décrit représente un nombre minimal de deux individus.

Répartitions stratigraphique et géographique. — Pour le moment, *H. piscator* n'est connu qu'à Sansan.

Rapport avec les autres *Haliaeetus* fossiles. — Le genre *Haliaeetus* est très mal représenté dans les documents fossiles. La mention la plus ancienne pourrait être un fragment de tarsométatarse décrit dans l'Oligocène de la Formation Jebel Qatrani en Egypte (Rasmussen *et al.*, 1987) ; le fragment est en très mauvais état de conservation, ce qui empêche une détermination générique sûre. Ainsi *H. piscator* est pour le moment la plus ancienne espèce attribuée sans doute possible au genre *Haliaeetus*.

La seconde espèce fossile actuellement connue est *H. fortis* du Pliocène moyen de Mongolie (Kurochkin, 1985) ; décrite d'après un fragment de coracoïde et quelques phalanges de la patte, cette espèce est d'une taille supérieure à celle de l'actuel *H. vocifer*, donc bien plus grande que *H. piscator*.

Source : MNHN, Paris

Les espèces actuelles ont été abondamment signalées dans les gisements quaternaires d'Europe et d'Amérique du Nord (BRODKORB, 1964 : 284-285).

Genre indéterminé aff. *ACCIPITER* Brisson, 1760

MATÉRIEL. — Fragment de diaphyse de coracoïde gauche MNHN SA 1408 ; moitié proximale de métacarpe gauche MNHN SA 1285 ; extrémité distale de tibiotarse droit juvénile MNHN SA 1590 ; extrémité distale abimée de tarsométatarse droit MNHN SA 1293 ; phalanges unguéales MNHN SA 14046-14056.

DIMENSIONS (en mm). — Métacarpe : largeur proximale estimée 8,2 ; tibiotarse : largeur distale 6,1.

DESCRIPTION. — Parmi le matériel inédit de Sansan, j'ai trouvé divers fragments d'os de rapace, dont un tibiotarse juvénile, se caractérisant par leur très petite taille ; parmi les Accipitrinae actuels avec lesquels j'ai pu comparer le fossile, seules les espèces des genres *Circus* (busards) et *Accipiter* (éperviers) présentent des dimensions aussi faibles. L'absence de matériel de comparaison pour de nombreux genres actuels et l'aspect fragmentaire du matériel fossile empêchent toute détermination plus précise.

Le coracoïde présente une taille assez proche de celle de l'actuel *Accipiter gentilis* (Autour des palombes) mais il est bien trop fragmentaire pour permettre des comparaisons utiles.

Le fragment de métacarpe est assez proche de l'actuel *Accipiter nisus* (Épervier d'Europe) mais il s'en distingue par l'attache ligamentaire externe un peu plus marquée, par la facette polliciale large et un peu plus saillante sur la face externe de l'os et par la tubérosité interne carpienne un peu plus saillante.

Le tibiotarse est le fragment le mieux conservé mais est malheureusement juvénile. Il ne peut appartenir à un représentant du genre *Falco* car il ne présente pas la double gouttière tendineuse caractéristique de ce genre. L'os présente une taille similaire à celle de l'actuel *A. nisus* ; le condyle interne un peu moins déjeté latéralement que chez *Circus* rapproche également le fossile de *A. nisus*.

Le tarsométatarse a également une taille assez proche de celle de l'actuel *A. nisus*. L'absence de trochlée du doigt IV rend les comparaisons difficiles ; on peut toutefois souligner la robustesse de la trochlée du doigt III plus importante que chez *A. nisus*.

Les phalanges unguéales sont de même taille et ressemblent tout à fait à celles de *A. nisus*.

L'épervier de Sansan devait être une espèce relativement abondante, le nombre de phalanges unguéales correspondant à un nombre minimal de trois à quatre individus. On peut également souligner que la présence d'une pièce osseuse juvénile laisse supposer que cet épervier devait nicher à Sansan.

RAPPORT AVEC LES *ACCIPITER* FOSSILES. — Le genre *Accipiter* est encore très mal connu dans les documents fossiles.

Le fossile le plus ancien rapporté à ce genre est représenté par un fragment de fémur du Miocène inférieur du Kenya (HARRISON, 1980) ; appartenant à une espèce de la taille de l'actuel *A. tachiro* (Autour tachiro), lui-même plus fort que l'actuel *A. nisus*, cette espèce était donc plus grande que celle de Sansan.

La seconde mention au genre *Accipiter* est la description de deux fragments de tibiotarse du Pliocène supérieur du Kansas (FEDUCCIA, 1970) ; étant rapprochés de l'actuel *A. cooperii* (Épervier de Cooper), également plus fort que *A. nisus*, ces fragments appartenaient donc à une espèce de plus forte taille que celle de Sansan.

Source : MNHN, Paris

Genre *HIERAAETUS* Kaup, 1844

Hieraaetus edwardsi (Sharpe, 1899)

Fig. 3

(V) *Aquila minuta* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 463, pl. 185 fig. 5-8, préoccupé par Brehm, 1831. — Lydekker, 1891 : 25. — Ammon, 1918 : 50.
Eutolmaëtus Edwardsi Sharpe, 1899 : 262.
Nisaëtus edwardsi (Sharpe). — Paris, 1912 : 288.
Hieraaëtus Edwardsi (Sharpe). — Ammon, 1918 : 50, 65.
Aquila Edwardsi (Sharpe). — Lambrecht, 1933 : 408.
Hieraaëtus edwardsi (Sharpe). — Brodkorb : 267.

Diagnose. — Espèce d'une taille légèrement plus faible que l'actuel *Hieraaetus fasciatus* ; coracoïde à surface coraco-humérale assez courte et à facette scapulaire profonde ; tibiotarse à gouttière du *peroneus profondus* très peu marquée et à fosse intercondylienne postérieure relativement haute ; tarsométatarse à diaphyse triangulaire, à gouttière métatarsienne profonde et à foramen distal proche de l'échancrure intertrochléenne.

Holotype. — Extrémité distale de tibiotarse gauche MNHN SA 1220 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 185 fig. 5-8.

Locus typicus. — Sansan (Gers, France).

Stratum typicum. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

Matériel. — Holotype ; coracoïde gauche presque entier MNHN SA 2276 ; fragment distal d'ulna droite SA 10663 ; extrémité proximale de tibiotarse droit MNHN SA 2278 ; moitié distale de tarsométatarse droit MNHN SA 2275 ; premières phalanges du doigt I gauches MNHN SA 10766, 14027 et droites MNHN SA 14025, 14026 ; deuxièmes phalanges du doigt III gauches MNHN SA 14044, 14045 et droites MNHN SA 14043, 15559 ; troisièmes phalanges du doigt III gauche MNHN SA 15558 et droite MNHN SA 14031 ; premières phalanges du doigt IV gauche MNHN SA 1391 et droite 14032 ; phalanges unguéales MNHN SA 2274, 2277, 10673, 14033, 14035, 15584.

Dimensions. — Tableau 2.

Description. — Le coracoïde de notre fossile est en assez bon état de conservation ; le procoracoïde manque et la partie externe de l'impression sterno-coracoïdienne est cassée. La facette furculaire est peu globuleuse et assez aplatie comme chez *Aquila* et *Hieraaetus*. Malgré l'absence de procoracoïde, la facette scapulaire est suffisamment bien conservée pour voir qu'elle est profondément creusée, ce qui la distingue de la plupart des genres actuels observés. Sur la face dorsale de l'os, l'attache du *coraco-brachialis* forme un tubercule fortement saillant et placé quasiment dans l'axe médian de la diaphyse, disposition que l'on ne retrouve que chez *Hieraaetus*. Enfin la face ventrale de l'os présente une forte crête assez fine qui joint la diaphyse au bord ventral de la facette furculaire exactement de même façon que chez *Hieraaetus*.

Par rapport à l'actuel *H. fasciatus*, le fossile se distingue par les caractères suivants : (1) tête plus importante ; (2) cou moins profond et surface coraco-humérale moins longue ; (3) saillie beaucoup moins prononcée sur la face externe de la tête ; (4) facette furculaire moins large dorso-ventralement ; (5) fosse pneumatique un peu plus réduite, à foramen très profond.

Le fragment d'ulna n'est pas en très bon état de conservation ; toute la partie interne du condyle externe est cassée, ce qui diminue d'autant les caractères d'une pièce osseuse déjà peu caractéristique. Le fragment se distingue par une tubérosité carpienne assez pointue et un condyle interne assez développé et

Source : MNHN, Paris

de contours plus ou moins carrés ; la tubérosité carpienne est séparée du condyle interne par un sillon assez marqué. Ces caractères rapprochent le fossile des genres actuels *Aquila* et *Hieraaetus*.

Le fossile se distingue de *H. fasciatus* par les caractères suivants : (1) dépression radiale distale un peu plus profonde ; (2) gouttière tendineuse plus allongée et moins élargie.

L'épiphyse proximale de tibiotarse, assez mal conservée, se reconnaît par la forte saillie de la surface articulaire interne, formant un surplomb prononcé au-dessus de la facette ligamentaire, disposition que l'on retrouve chez *Buteo*, *Aquila* et *Hieraaetus*. Cependant chez *Buteo*, de même que chez la plupart des genres actuels observés, la crête cnémienne externe est un peu plus dirigée en oblique distale et ne saille pas autant sur la face externe de l'os. Chez *Aquila*, la surface articulaire interne est un peu globuleuse sur le bord et la facette ligamentaire en dessous du surplomb est moins profonde que chez le fossile qui ressemble sous cet aspect beaucoup plus à *Hieraaetus*.

H. edwardsi se distingue de l'actuel *H. fasciatus* par les caractères suivants : (1) surface articulaire externe un peu plus globuleuse ; (2) petite crête saillante reliant les surfaces articulaires à la crête rotulienne ; (3) forte facette creusée en dessous de la surface articulaire externe ; (4) crête cnémienne externe un peu plus saillante.

Le fragment distal de tibiotarse se distingue de la plupart des genres actuels par un pont sus-tendineux très oblique et à bords quasi-parallèles et par une gouttière tendineuse assez profondément creusée en dessous du pont (Fig. 3), disposition que l'on retrouve plus chez *Accipiter* et *Buteo*. Cependant la forme des condyles et leur disposition par rapport à la diaphyse rapprochent plus le fossile de *Aquila* et *Hieraaetus*. Le fossile se distingue également de presque tous les genres actuels par une fosse intercondylienne postérieure très haute, dépassant nettement le niveau supérieur du pont sus-tendineux (Fig. 3).

Le fossile présente les caractères suivants par rapport à l'actuel *H. fasciatus* : (1) épiphyse globalement moins aplatie antéropostérieurement ; (2) pont sus-tendineux à bords plus parallèles ; (3) orifice distal au pont sus-tendineux plus ovale ; (4) saillies latérales de la gouttière du *peroneus profondus* très peu développées ; (5) sillon entre condyle externe et diaphyse plus étroit et plus profond ; (6) condyle interne un peu plus grêle ; (7) fosse intercondylienne postérieure plus développée en hauteur.

Le fragment de tarsométatarse est en bon état de conservation mis à part la face postérieure des trochlées des doigts II et III ébréchées. La partie conservée de la diaphyse se distingue par son étroitesse, sa section triangulaire et la gouttière métatarsienne postérieure profonde, ce qui la rapproche de celle de *Buteo* ; cependant chez ce genre, l'axe antérieur de la trochlée du doigt III n'est pas autant incliné du côté externe que chez le fossile qui ressemble ainsi plus à *Hieraaetus*. La facette métatarsienne relativement allongée et l'aile de la trochlée du doigt IV à bord assez arrondi ressemblent également plus à ce qu'on observe chez ce genre.

Le tarsométatarse de *H. edwardsi* se distingue de celui de *H. fasciatus* par les caractères suivants : (1) diaphyse plus étroite ; (2) gouttière métatarsienne postérieure plus profonde ; (3) foramen distal plus proche de l'échancrure intertrochléenne tant sur la face antérieure que sur la face postérieure ; (4) gouttière de l'extenseur externe un peu plus superficielle ; (5) face externe de l'os un peu plus étroite au-dessus de la trochlée du doigt IV.

Les phalanges sont identiques à celles de *H. fasciatus* mise à part une taille légèrement plus faible.

D'après le nombre de phalanges, le matériel représente un nombre minimal de deux individus.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *H. edwardsi* n'est connu qu'à Sansan pour le moment.

RAPPORT AVEC LES *HIERAAETUS* FOSSILES. — Actuellement *H. edwardsi* est la seule espèce fossile du genre *Hieraaetus* ; les espèces actuelles sont connues dans divers gisements du Quaternaire d'Europe (cf. liste *in* BRODKORB, 1964, p. 283).

Source : MNHN, Paris

Ordre GALLIFORMES (Temminck, 1820)

Famille PHASIANIDAE Vigors, 1825

Sous-famille PHASIANINAE (Vigors, 1825)

Dans le Miocène d'Europe occidentale, ont été décrites de très nombreuses espèces fossiles de Phasianinae dont la validité et l'attribution générique ne sont pas toujours certaines. Nos connaissances sur ce groupe d'oiseaux sont ainsi devenues particulièrement confuses et la révision des espèces de Sansan devrait contribuer à clarifier la situation.

Les perdrix représentent le groupe de Galliformes fossiles le plus « foisonnant » : 18 espèces ont été décrites, classées dans 4 genres fossiles (*Palaeortyx*, *Palaeoperdix*, *Taoperdix* et *Palaeocryptonyx*) et un genre actuel (*Alectoris*) ! Pour compliquer encore la situation, des espèces de genres différents ont la même appelation (*Palaeortyx grivensis* et *Palaeocryptonyx grivensis* à La Grive-Saint-Alban, par exemple). Il est donc évident que l'ensemble du matériel fossile des gisements de Saint-Gérand-le-Puy, Vieux Collonges, Sansan et La Grive-Saint-Alban doit être révisé en détail, en le comparant également avec le matériel de Dolnice (République Tchèque), Wintershof West et Nordlinger Ries (Allemagne), Gargano (Italie) et Valles Penedes (Espagne) (travail en préparation). Pour nous limiter à Sansan, 3 espèces ont été décrites, classées dans le genre *Palaeoperdix* uniquement connu dans ce gisement : *P. longipes*, *P. prisca* et *P. (?) sansaniensis*. L'étude approfondie des restes fossiles m'a permis de montrer que *P. sansaniensis* est un synonyme de *P. prisca* et que cette espèce doit en fait être classée dans le genre *Palaeortyx*, décrit aussi bien dans des gisements plus anciens et plus récents que Sansan ; ce genre est proche des petites perdrix asiatiques du genre actuel *Arborophila* (Ballmann, 1969b). Par contre, *P. longipes* se rapproche des faisans et reste donc l'espèce-type du genre *Palaeoperdix* (appelation malencontreuse pour un genre de faisan !).

Les faisans sont moins bien représentés dans les gisements du Miocène d'Europe occidentale. Seules 2 espèces, classées dans le genre fossile *Miophasianus*, ont été décrites : *M. altus* et *M. medius*. Toutefois, la diagnose originale (Lambrecht, 1933 ; cf. ci-dessous) montre que ce genre a été créé pour regrouper simplement les grands formes de Phasianinae du Miocène. De nombreuses ambiguités subsistaient donc quant à l'acception précise de ce genre et les deux espèces décrites à Sansan pouvaient ne pas appartenir au même genre ; en effet, d'après Ballmann (1969a), *M. altus* se rapproche des Phasianinae du groupe des paons (genres actuels *Argusianus*, *Pavo*, *Afropavo* et *Rheinardia*) alors que *M. medius* est plus proche des tragopans (genre actuel *Tragopan*) et des vrais faisans (notamment le genre *Lophophorus*). Ayant vérifié cette distinction en complétant le matériel de Sansan par celui plus abondant de La Grive-Saint-Alban, il me semble impossible de conserver ces deux espèces dans le même genre. Le genre *Miophasianus* est donc réservé à l'espèce-type *M. altus* (appelation tout aussi malencontreuse pour un genre proche des paons !). *M. medius* se rapproche de *Palaeoperdix longipes* par ses affinités avec les faisans actuels et est donc transféré dans le genre *Palaeoperdix* ; ces deux espèces sont toutefois bien distinctes, notamment car leur différence de taille dépasse nettement la variation spécifique observée chez les faisans actuels comme *Phasianus colchicus* (Erbersdobler, 1968).

Source : MNHN, Paris

Genre *PALAEORTYX* Milne-Edwards, 1869-71

Pars Palaeortyx Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 230. — Milne-Edwards, 1892 : 71.
Pars Palaeortyx Milne-Edwards. — Lydekker, 1891 : 136. — Gaillard, 1908 : 97. — Lambrecht, 1933 : 449.
Pars Palaeoperdix Milne-Edwards, 1867-71 : vol. 2, p. 245.
Pars Palaeoperdix Milne-Edwards. — Lydekker, 1891 : 139. — Lambrecht, 1933 : 431. — Kurochkin, 1985 : 86.
Pars Rallus sensu Milne-Edwards, 1892 : 73.
Palaeortyx Milne-Edwards. — Lydekker, 1893 : 519. — Ennouchi, 1930 : 70. — Gaillard, 1939 : 21. — Brodkorb, 1964 : 298. — Ballmann, 1966 : 47. — Brodkorb, 1967 : 112. — Ballmann, 1969a : 177. — Ballmann, 1969b : 30. — Ballmann, 1973 : 24. — Mourer-Chauviré, 1992b : 83.
Pars Rallus Brisson : Gaillard, 1908 : 109.
Pars Quercyrallus Lambrecht, 1933 : 461. — Brodkorb, 1967 : 118. — Cracraft, 1973 : 20. — Olson, 1977 : 344.
Pars Ludiortyx Brodkorb, 1964 : 298.
Pars Taoperdix sensu Brodkorb, 1964 : 301.

Diagnose émendée. — « Le genre *Palaeortyx* regroupe des Galliformes de taille petite à moyenne se distinguant par les caractères suivants : TMT : allure élancée, fragile à puissante ; extrémité articulaire proximale aussi large ou plus large que la distale ; pas d'éperon ; pas de crête médio-plantaire ; hyp. disposé légèrement latéralement ; gouttière du m.flex.hal. 1 plus courte que la cr.ext.hyp. ; cr.ext.hyp. plus longue que la cr.int.hyp. ; gouttière située entre les deux crêtes de l'hyp. divisée en deux gouttières parallèles ; canal du m.flex.dig.1 situé dans sa partie proximale dorsalement à la semi-gouttière médiale ; fo.ant. profondément creusée ; partie médiale du tub.tib. plus forte que la latérale ; fo.flex.hal. net à profond ; surface plantaire de la diaphyse élevée et plate ; ligne de séparation entre les attaches des mm.abd.dig.4 et flex.hal.brev. passant proximalement à l'hyp. ; tr4 allant nettement plus loin distalement que la tr3 ; tr2 plus fortement courbée plantairement que la tr4 ; TT : diaphyse et extrémité articulaire distale élancées ; fo.plant.séparée de la fo.flex. par une crête longitudinale ; cr.cn.ant. allant plus loin distalement que la cr.cn.ext. ; crête puissante entre les deux fo.syn. ; section A à peu près en triangle équilatéral ; Fémur : pas de for.pn. ; chez les espèces les plus grandes, epicondylus internus en forme de crochet ; Coracoïde : lab.int. aigu caudalement ; pas de for.pn. ; limite caudale du tub.brach. droite sur le côté médial.

Humérus : extrémité articulaire proximale nettement plus large que la distale ; fo.tric. importante et profonde ; grande fo.pn.anc. sans lamelle de fermeture et sans spongiosa ; pas de for. pn. ; origine du m.ent.rad.subl. sur l'arête craniale de l'ent. ; surface d'origine du m.extens.mc.rad. arrondie ; cond.uln. puissant et courbé distalement ; pr.flex. élancé avec une arête caudale ; Ulna : diaphyse courte et fortement courbée ; extrémité articulaire proximale comprimée ventro-dorsalement ; section triangulaire ; m.ioss. très fortement marquée, les deux surfaces crâniales formant entre elles un angle aigu ; ol. émoussé, en continuation de la courbure de la diaphyse ; impr.brach. superficielle et nettement délimitée de tous côtés ; tub.bic. faiblement marqué ; tr.carp. oblique par rapport à la diaphyse, cond.int. nettement plus grand que le cond.mc. plat ; inc.tend. peu nette ; fa.uln.mc.vent. profond sur la face supérieure de la diaphyse ; CMC : tub.musc. fortement en forme de dent ; inc.int. conservée ; fa.art.d.post. allant seulement un peu loin que la partie convexe du fa.art.di.ant., qui surplombe faiblement la partie plate du fa.art.di.ant. » (Ballmann, 1969b : 30-31 ; traduit de l'allemand).

Espèce-type. — *Palaeortyx gallica* Milne-Edwards, 1869-71.

Autres espèces comprises dans le genre. — *P. brevipes* Milne-Edwards, 1869-71 ; *P. phasianoïdes* Milne-Edwards, 1869-71 ; *P. prisca* (Milne-Edwards, 1869-71) nov.comb. ; *P. edwardsi* Deperet, 1887 ; *P. grivensis* Lydekker, 1893 ; *P. maxima* Lydekker, 1893 ; *P. depereti* Ennouchi, 1930 ; *P. joleaudi* Ennouchi, 1930 ; *P. miocaena* Gaillard, 1939 ; *P. intermedia* Ballmann, 1966.

Toutefois, la plus grande confusion règne dans la définition de ces espèces, en particulier celles décrites à La Grive-Saint-Alban. Des espèces sont placées en synonymie par certains auteurs sans justification claire ; *P. edwardsi* et *P. miocaena* sont parfois incluses dans le genre voisin *Palaeocryptonyx* (Ballmann, 1969a), lui-même peu nettement défini. Seule une révision globale de toutes ces espèces est susceptible de clarifier la situation.

Distribution. — Oligocène inférieur à Miocène supérieur.

Source : MNHN, Paris

Palaeortyx prisca (Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb.

Fig. 4-6

(V) *Pars Palaeoperdix prisca* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 246, pl. 131 fig. 1-10, 15-17.
(V) *Non Palaeoperdix prisca* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, pl. 131 fig. 11-14.
(V) *Palaeoperdix ? sansaniensis* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 249, pl. 131 fig. 18-23.
Pars Palaeoperdix prisca Milne-Edwards. — Lydekker, 1891 : 139. — Paris, 1912 : 296. — Lambrecht, 1933 : 432.
Palaeoperdix ? sansaniensis Milne-Edwards. — Lydekker, 1891 : 139. — Lambrecht, 1933 : 432.
Palaeoperdix ? prisca Milne-Edwards. — Paris, 1912 : 296.
? *Palaeoperdix sansaniensis* Milne-Edwards. — Villalta, 1963 : 270, pl. IV fig. 3.
Pars Palaeoperdix priscus (Milne-Edwards). — Brodkorb, 1964 : 313.
Palaeoperdix sansaniensis Milne-Edwards. — Brodkorb, 1964 : 313.
? *Palaeoperdix prisca* Milne-Edwards. — Svec, 1980 : 385.

Diagnose émendée. — Espèce d'une taille intermédiaire entre *P. gallica* et *P. intermedia* ; tibiotarse à condyle interne assez fort et à tubercule du *peroneus profundus* bien marqué au-dessus du condyle externe ; tarsométatarse à crête latérale assez saillante en dessous du cotyle interne.

Lectotype. — Extrémité proximale de tarsométatarse droit MNHN SA 1236 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71, pl. 131 fig. 1-4.

Paralectotypes. — Diaphyse abimée de coracoïde droit juvénile MNHN SA 1239 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 131 fig. 15-17 ; extrémité distale de tibiotarse gauche MNHN SA 1237 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 131 fig. 5-8 ; moitié distale de tibiotarse droit MNHN SA 1235 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 131 fig. 18-23 (= type de *Palaeoperdix ? sansaniensis*) (l'extrémité distale d'humérus droit MNHN SA 1238 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 131 fig. 11-14, appartient en fait au Rallidae *Palaeoaramides beaumontii* ; cf. ci-dessous).

Locus typicus. — Sansan (Gers, France).

Stratum typicum. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

Matériel. — Lectotype ; paralectotypes ; diaphyse abimée de coracoïde droit MNHN SA 1416 ; extrémités proximales de coracoïdes gauches MNHN SA 14018-14019 et droit MNHN SA 14017 ; humérus gauche entier très abimé MNHN SA 14024 ; extrémité proximale d'humérus droit MNHN SA 1297 ; ulna droite entière MNHN SA 14023 ; extrémités proximales de radius droits MNHN SA 10232, 14021 ; extrémités distales de radius gauche MNHN SA 2279 et droit MNHN SA 14022 ; métacarpe gauche entier (sans petit métacarpien) MNHN SA 14020 ; fragment d'épiphyse distale de tarsométatarse droit MNHN SA 14016.

Dimensions. — Tableau 3.

Description. — *P. prisca* a été comparée avec les espèces actuelles de « perdrix » suivantes : *Alectoris graeca* (Perdrix bartavelle), *A. chukar* (Perdrix choukar), *A. rufa* (Perdrix rouge), *Perdix perdix* (Perdrix grise), *Coturnix coturnix* (Caille des blés), *C. coromandelica* (Caille nattée), *C. ypsilophora* USNM 553359 (Caille tasmane), *C. chinensis* (Caille peinte), *Arborophila brunneopectus* USNM 343998 et 491868 (Torquéole à poitrine brune), *A. charltonii* USNM 18768 et 19483 (Torquéole à poitrine châtaine) et *Rollulus rouloul* USNM 344400 et 344462 (Rouloul couronné).

P. prisca se distingue des espèces *P. brevipes* et *P. gallica* des Phosphorites du Quercy (Mourer-Chauviré, 1992b) et de Saint-Gérand-le-Puy (Milne-Edwards, 1867-71) par sa taille plus forte ; elle semble d'une taille légèrement plus petite à égale à *P. intermedia* des Phosphorites du Quercy (Mourer-Chauviré, 1992b) et de Wintershof West (Ballmann, 1969b).

Par rapport à l'espèce-type *P. gallica*, *P. prisca* se distingue par les caractères suivants :

Tibiotarse (Fig. 6) : (1) condyle interne un peu plus fort ; (2) tubercule de la gouttière du *peroneus profundus* plus marqué au-dessus du condyle externe

Tarsométatarse (Fig. 4) : (1) en dessous du cotyle interne, face latérale de l'os réduite à une crête.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3. — *Palaeortyx prisca*, *Palaeoperdix longipes*, dimensions des os longs, en mm.
TABLE 3. — Palaeortyx prisca, Palaeoperdix longipes, *mensuration of long bones, in mm.*

	Palaeortyx prisca				*Palaeoperdix longipes*			
	Extrêmes	Moy.	n	Var.	Extrêmes	Moy.	n	Var.
Coracoïde								
Largeur diaphyse	-	2,26	1	-	-	4,06	-	-
Humérus								
Longueur totale	-	43,30*	1	-	-	-	-	-
Largeur proximale	12,08-12,32	12,20	2	0,17	-	-	-	-
Largeur diaphyse	-	-	-	-	-	3,68	1	-
Largeur distale	-	-	-	-	11,98-12,48	12,23	2	0,35
Ulna								
Longueur totale	-	47,38	1	-	-	-	-	-
Largeur proximale	-	6,40	1	-	-	-	-	-
Diagonale proximale	-	8,46	1	-	-	-	-	-
Diamètre proximal	-	5,88	1	-	-	-	-	-
Largeur diaphyse	-	2,78	1	-	-	-	-	-
Largeur distale	-	5,30	1	-	-	-	-	-
Radius								
Largeur proximale	3,26-3,28	3,27	2	-	-	-	-	-
Diamètre proximal	3,72-3,80	3,76	2	0,06	-	-	-	-
Largeur diaphyse	-	1,98	1	-	-	-	-	-
Largeur distale	3,60-4,36	3,98	2	0,54	-	-	-	-
Métacarpe								
Longueur totale	-	26,18	1	-	-	-	-	-
Largeur proximale	-	8,22	1	-	-	-	-	-
Largeur distale	-	5,12	1	-	-	-	-	-
Tibiotarse								
Largeur distale	5,60-6,60	6,10	2	0,71	-	-	-	-
Tarsométatarse								
Largeur proximale	-	7,20	1	-	8,24*-9,64	8,85	4	0,59

(*) = mesures estimées.

Parmi les genres actuels, *Palaeortyx* se rapproche le plus des petites perdrix du genre *Arborophila* (BALLMANN, 1969b). Par rapport à *A. brunneopectus* dont elle a à peu près la taille, *P. prisca* se distingue essentiellement par les caractères suivants :

Humérus : (1) impression du *brachialis anticus* un peu plus développée vers le côté externe ; (2) attache du ligament articulaire antérieure plus plate et bien développée ; (3) attache du *pronator brevis* plus éloignée de l'attache du ligament

Tibiotarse : (1) condyle interne moins saillant antérieurement ; (2) gouttière intercondylienne antérieure moins large et plus profonde.

REMARQUES. — Aucun holotype n'étant désigné par MILNE-EDWARDS, je désigne l'extrémité proximale de tarsométatarse MNHN SA 1236 comme lectotype ; les autres pièces figurées par MILNE-EDWARDS (1869-71), de même que le type de *P. ? sansaniensis*, deviennent donc des paralectotypes.

Source : MNHN, Paris

Parmi ce matériel-type, je n'ai pas pu retrouver la furcula (MILNE-EDWARDS, 1867-71 : pl. 131 fig. 9-10).

Le matériel étudié correspond à un nombre minimal de trois individus.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Un coracoïde du Miocène inférieur de République Tchèque a été attribué à *P. prisca* (SVEC, 1980) et un fragment de tibiotarse du Miocène moyen d'Espagne a été attribué à *P. sansaniensis* (VILLALTA, 1963). Toutefois, ces déterminations ont été faites sur un seul critère de taille et nécessitent confirmation par comparaison directe.

Genre ***PALAEOPERDIX*** Milne-Edwards, 1869-71

Pars Phasianus L. — MILNE-EDWARDS, 1869-71 : vol. 2, p. 242.
Palaeoperdix Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 245. — LYDEKKER, 1891 : 139. — LAMBRECHT, 1933 : 431. — KUROCHKIN, p. 86.
Pars Phasianus L. — LYDEKKER, 1891 : 141. — PARIS, 1912 : 296. — ENNOUCHI, 1930 : 85.
Pars Miophasianus Lambrecht, 1933 : 439.
Miophasianus Lambrecht. — GAILLARD, 1939 : 58. — VILLALTA & CRUSAFONT, 1950 : 149. — VILLALTA, 1963 : 272. — BOCHENSKI, 1987 : 72.
Pars Miophasianus Lambrecht. — BRODKORB, 1964 : 314. — BALLMANN, 1969 : 174.

DIAGNOSE ORIGINALE. — « On ne peut rapporter au genre *Perdix* proprement dit divers fragments du squelette de quelques Gallinacés trouvés à Sansan, et qui se rapprochent cependant beaucoup de ce qui existe chez ces oiseaux. Aussi pour indiquer à la fois ces ressemblances et ces différences, je propose de les ranger dans un genre qui portera le nom de *Palaeoperdix* » (MILNE-EDWARDS, 1869-71 : vol. 2, p. 245).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Genre proche de l'actuel *Chrysolophus* ; coracoïde à facette scapulaire assez oblique par rapport à l'axe de la diaphyse ; humérus à ectépicondyle assez peu saillant distalement et à attache du *pronator brevis* située assez près de l'entépicondyle ; tarsométatarse à crête calcanéenne interne un peu plus brève que l'externe et bordée d'une gouttière métatarsienne longue et profonde, à forte crête centrale en dessous de l'hypotarse, à foramen distal assez éloigné du bord postérieur de l'échancrure intertrochléenne et à aile de la trochlée du doigt II assez pointue.

ESPÈCE-TYPE. — *Palaeoperdix longipes* Milne-Edwards, 1869-71.

AUTRES ESPÈCES COMPRISES DANS LE GENRE. — *P. medius* (Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb.

DISTRIBUTION. — Miocène moyen à Pliocène inférieur.

Palaeoperdix longipes Milne-Edwards, 1867-71

Fig. 7

(V) *Palaeoperdix longipes* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 245, pl. 130 fig. 28-31. — LYDEKKER, 1891 : 139. — PARIS, 1912 : 296. — LAMBRECHT, 1933 : 432. — BRODKORB, 1964 : 313.
? *Palaeoperdix* sp. — KUROCHKIN, 1985 : 87, fig. 41, pl. 13 fig. 12-13.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Espèce de même taille que les actuels *Chrysolophus pictus* (Faisan doré) et *Polyplectron bicalcaratum* (Éperonnier chinquis) ; humérus à impression du *brachialis anticus* bien délimitée et assez profonde et à sillon intercondylien peu profond mais assez large ; tarsométatarse à bord du condyle interne bien relevé, dépassant la proéminence intercotylienne.

HOLOTYPE. — Moitié proximale de tarsométatarse droit MNHN SA 1224 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71 : pl. 130 fig. 28-31.

LOCUS TYPICUS. — Sansan (Gers, France).

STRATUM TYPICUM. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL. — Holotype ; diaphyse abimée de coracoïde droit MNHN SA 1462 ; extrémités distales d'humérus gauche MNHN SA 1281 et droit MNHN SA 10299 ; extrémités proximales de tarsométatarses gauche MNHN SA 14015 et droits MNHN SA 14013, 14014.

DIMENSIONS. — Tableau 3.

DESCRIPTION. — *Palaeoperdix longipes* a été comparée avec les espèces actuelles de « faisans » suivantes : *Lophophorus impejanus* (Lophophore resplendissant), *Gallus gallus* (Coq bankiva), *G. sonneratii* (Coq de Sonnerat), *Lophura nycthemera* (Faisan argenté), *L. edwardsi* (Faisan d'Edwards), *L. ignita* (Faisan noble), *L. diardi* (Faisan prélat), *Crossoptilon auritum* (Hokki bleu), *Phasianus colchicus* (Faisan de Colchide), *P. versicolor* (Faisan versicolore), *Chrysolophus pictus* (Faisan doré), *C. amherstiae* (Faisan de Lady Amherst), *Polyplectron bicalcaratum* (Éperonnier chinquis).

Palaeoperdix longipes est d'une taille proche des actuels *Chrysolophus pictus* et *Polyplectron bicalcaratum*. Le coracoïde est en assez mauvais état de conservation ; toute la partie au-dessus de la facette scapulaire et la majeure partie de la facette sternale manquent. On peut observer toutefois que le grand axe de la facette scapulaire est plus oblique par rapport à l'axe de la diaphyse que chez les genres actuels *Lophura* et *Crossoptilon*.

L'extrémité distale de l'humérus se distingue notamment par une impression du *brachialis anticus* nettement délimitée et assez profonde, ce que l'on n'observe que chez *Gallus* et *Chrysolophus*. L'ectépicondyle est assez peu saillant distalement, ce qui distingue *P. longipes* de la plupart des genres actuels. L'attache du ligament articulaire antérieur est moins bien délimitée que chez les genres *Lophophorus* et *Crossoptilon*. Le sillon ligamentaire large distingue également le fossile de tous les genres actuels observés, de même que la position très basse, beaucoup plus proche de l'entépicondyle, de l'attache du *pronator brevis*.

L'extrémité proximale de tarsométatarse se caractérise essentiellement par un hypotarse relativement moins saillant postérieurement que chez les genres actuels de faisans (Fig. 7 droite). La crête calcanéenne interne est assez peu développée. On n'observe pas la longue lame osseuse qui parcourt presque toute la hauteur de la diaphyse chez les mâles des formes actuelles mais, juste en dessous de l'hypotarse, la diaphyse est marquée par une crête médiane assez saillante que l'on observe également chez les genres *Gallus*, *Crossoptilon* et *Phasianus* (Fig. 7 droite). Latéralement à la crête calcanéenne, la face de l'os est creusée d'une profonde gouttière métatarsienne assez allongée, situation qui ressemble beaucoup à ce que l'on observe chez *Chrysolophus*. L'épiphyse proximale du tarsométatarse de *P. longipes* se reconnaît enfin par le bord interne du cotyle interne très relevé de telle sorte qu'il dépasse nettement le point le plus élevé de la proéminence intercotylienne (Fig. 7 gauche) ; ce caractère distingue *P. longipes* des genres actuels *Lophophorus*, *Lophura*, *Crossoptilon* et *Polyplectron*.

REMARQUES. — Le matériel observé représente un nombre minimal de trois individus.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *P. longipes* n'est décrite avec certitude qu'à Sansan pour le moment. Toutefois, un tarsométatarse a été décrit, sous l'appelation *Palaeoperdix* sp., dans le gisement du Pliocène inférieur de Pavlodar (Russie orientale ; KUROCHKIN, 1985) ; de taille très similaire, ce fossile pourrait également appartenir à l'espèce *P. longipes*.

Il est intéressant de noter que l'os de Pavlodar est plus complet que ceux de Sansan et qu'il présente vers l'extrémité distale de la diaphyse un éperon osseux, marque de la présence d'un ergot qui caractérise le tarsométatarse des mâles et de certaines femelles chez de nombreux Phasianidae. Ce caractère renforce le rapprochement soutenu ici du genre *Palaeoperdix* avec les faisans ; en effet l'ergot est absent chez les petites perdrix notamment du genre *Arborophila* (DAVISON, 1985) avec lesquelles le genre fossile *Palaeortyx* avait été rapproché (cf. ci-dessus). Dans cette optique, l'holotype de Sansan, qui ne présente pas de lame osseuse postérieure associée à la présence d'ergot, serait alors l'os d'une femelle.

Source : MNHN, Paris

Palaeoperdix medius (Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb.

Fig. 8

(V) *Phasianus medius* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 242, pl. 131 fig. 24-26.
Phasianus medius Milne-Edwards — Lydekker, 1891 : 141. — Paris, 1912 : 296. — Ennouchi, 1930 : 85, pl. 5 fig. 6-8.
Phasianus sp. — Depéret, 1887 : 285.
(V) *Non Phasianus medius* Milne-Edwards. — Ennouchi, 1930 : 85, pl. 5 fig. 1-4.
Miophasianus medius (Milne-Edwards). — Lambrecht, 1933 : 440. — (V) Gaillard, 1939 : 58, fig. 30. — Villalta & Crusafont, 1950 : 149. — Villalta, 1963 : 272, pl. 5 fig. 3. — Brodkorb, 1964 : 314. — (V) Ballmann, 1969 : 176, pl. 15 fig. 1-2. — Bochenski, 1987 : 72, pl. 17 fig. 1-5.
?Miophasianus medius (Milne-Edwards). — Harrison, 1985 : 137, fig. 1.
? *Miophasianus* cf. *medius*. — Janossy, 1993 : 57, fig. 2.

Diagnose émendée. — Espèce de même taille que les actuels *Lophura nycthemera* (Faisan argenté) et *Crossoptilon auritum* (Hokki bleu) ; tarsométatarse à trochlée du doigt III assez haute et orifice postérieur du foramen distal assez écarté de l'échancrure intertrochléenne.

Holotype. — Extrémité distale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1226 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 131 fig. 24-26.

Locus typicus. — Sansan (Gers, France).

Stratum typicum. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

Matériel. — Holotype seul.

Dimensions (en mm). — Largeur distale 12,1.

Description. — Par rapport aux espèces actuelles avec lesquelles elle a été comparée, *P. medius* se distingue surtout par une trochlée du doigt III beaucoup plus haute (Fig. 8). Chez *Lophophorus*, cette trochlée est bien plus forte et plus écartée des deux autres trochlées ; chez *Crossoptilon*, la trochlée est nettement plus tordue vers le côté interne de l'os que chez les autres espèces actuelles. En vue postérieure de l'os (Fig. 8 droite), l'orifice du foramen distal est plus éloigné de l'échancrure intertrochléenne, ce qui rapproche un peu plus le fossile de l'actuel *Gallus gallus*. Sur la trochlée du doigt II, l'aile postérieure est assez pointue, ce qui distingue le fossile des genres actuels *Crossoptilon*, *Phasianus*, *Chrysolophus* et *Polyplectron* chez lesquels le bord postérieur de cette aile est beaucoup plus arrondi. Enfin, en vue antérieure de l'os, on peut observer chez le fossile une fossette assez marquée entre les insertions des trochlées des doigts II et III (Fig. 8), caractère que l'on observe également plus ou moins développé chez les genres actuels *Gallus*, *Phasianus*, *Chrysolophus* et *Polyplectron*.

Remarque. — Le tarsométatarse distal est la seule pièce décrite à Sansan ; toutefois, un matériel beaucoup plus abondant est connu dans le gisement de La Grive-Saint-Alban. Seule une révision de ce matériel, complété d'un matériel inédit, permettra une comparaison complète, hors de propos ici, avec l'espèce-type *Palaeoperdix longipes* ; ce travail permettra également une meilleure connaissance du genre *Palaeoperdix* et de ses affinités avec les genres actuels de faisans.

Répartitions stratigraphique et géographique. — *Paleoperdix medius* a été également décrite dans divers gisements miocènes, contemporains ou postérieurs à Sansan : Przeworno en Pologne (Bochenski, 1987), La Grive-Saint-Alban en France (Depéret, 1887 ; Ennouchi, 1930 ; Gaillard, 1939 ; Ballmann, 1969a), Valles-Penedes en Espagne (Villalta & Crusafont Pairo, 1950 ; Villalta, 1963).

Un fragment de tarsométatarse du Miocène moyen de Parala en Turquie est également attribué avec doute à *P. medius* (Harrison, 1985) ; la présence sur cette pièce d'un éperon osseux serait la preuve la plus précoce de l'existence d'ergot chez les Phasianidae.

Source : MNHN, Paris

JANOSSY (1993) a décrit, sous l'appellation provisoire *Miophasianus* cf. *medius*, des restes très fragmentaires et en mauvais état de conservation (dont un fragment de tarsométatarse présentant un éperon osseux) du gisement de Rudabanya (Miocène supérieur de Hongrie).

RAPPORT DU GENRE *PALAEOPERDIX* AVEC LES AUTRES FAISANS FOSSILES. — Les faisans sont assez peu connus à l'état fossile. Le genre *Palaeoperdix* correspond aux plus anciens faisans fossiles actuellement connus.

Les genres fossiles *Miogallus* du Miocène supérieur d'Allemagne (AMMON, 1918 ; LAMBRECHT, 1933) et *Diangallus* du Miocène supérieur de Chine (HOU, 1985) sont proches du genre actuel *Gallus* et ne peuvent donc être confondus avec *Palaeoperdix*.

Toutes les autres espèces fossiles actuellement connues ont été classées dans des genres actuels. Ainsi, le genre *Lophura* est connu dès le Miocène supérieur au Pakistan (HARRISON & WALKER, 1982), le genre *Phasianus* dès le Miocène supérieur en Chine (HOU, 1985) et le genre *Syrmaticus* à partir du Pliocène moyen en Mongolie (KUROCHKIN, 1985). Tous les autres genres sont plus ou moins connus à l'état fossile dans les gisements quaternaires (cf. liste *in* BRODKORB, 1964).

Genre ***MIOPHASIANUS*** Lambrecht, 1933

Pars Phasianus L. — MILNE-EDWARDS, 1869-71, vol. 2 : 239.
Miophasianus Lambrecht, 1933 : 439. — BRODKORB, 1952 : 175. — BRODKORB, 1964 : 314. — BALLMANN, 1969 : 174.

DIAGNOSE ORIGINALE. — « Je sépare du genre actuel les espèces décrites par MILNE-EDWARDS sous le nom de *Phasianus altus*, *Ph. medius* et *Ph. Desnoyersi*, ainsi que la forme du Miocène d'Europe appelée *Ph. augustus* par V. AMMON. Base morphologique : sur le tarsométatarse, l'hypotarse n'est pas percé d'un canal longitudinal alors qu'il est présent chez *Phasianus* et *Lophophorus*. Trochlée externe plus longue que chez *Phasianus*. Symphyse métacarpienne plus haute, Proc. metacarpi I plus fortement développé, diaphyse du fémur moins courbe que chez *Phasianus*. Généralement plus gros que *Phasianus* » (LAMBRECHT, 1933 : 439 ; traduit de l'allemand).

ESPÈCE-TYPE. — *Miophasianus altus* (Milne-Edwards, 1869-71).

AUTRES ESPÈCES COMPRISES DANS LE GENRE. — *Miophasianus desnoyersi* (Milne-Edwards, 1869-71), *M. augustus* (Ammon, 1918). D'après SVEC (1986) et BOCHENSKI (1987), ces espèces pourraient être des synonymes de *M. altus*.

L'espèce *Palaeortyx maxima* Lydekker, 1893 est également parfois incluse dans le genre sous l'appelation *M. maximus* (BRODKORB, 1964).

L'espèce *M. medius* (Milne-Edwards, 1869-71) est transférée dans le genre *Palaeoperdix* (cf. ci-dessus).

DISTRIBUTION. — Miocène moyen et supérieur.

REMARQUE. — Comme le souligne BALLMANN (1969a), la diagnose originale de LAMBRECHT est entachée d'erreur : le canal tendineux est bien présent sur le tarsométatarse de *Miophasianus*, comme chez tous les Galliformes. Toutefois, le matériel de Sansan est trop peu abondant pour rédiger ici une diagnose émendée du genre ; seule une révision totale du matériel de ce genre, notamment les nombreuses pièces trouvées à La Grive-Saint-Alban, permettra de préciser les caractéristiques génériques de *Miophasianus*.

Source : MNHN, Paris

Miophasianus altus (Milne-Edwards, 1869-71)

Fig. 9-11

(V) *Phasianus altus* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 239, pl. 131 fig. 27-36. — Depéret, 1887 : 283. — Lydekker, 1891 : 140, fig. 34. — (V) Lydekker, 1893 : 519, pl. 41 fig. 5-8. — Ennouchi, 1930 : 88. — Lowe, 1933 : 340.
Tantalus milne-edwardsii Shufeldt, 1896 : 513, fig. 1.
Pseudotantalus Milne-Edwardsi (Shufeldt). — Paris, 1912 : 292. — Ennouchi, 1930 : 36, 62. — Lambrecht, 1933 : 324.
? *Phasianus* cf. *altus* . — Schlosser, 1916 : 33, pl. 1 fig. 5.
Miophasianus altus (Milne-Edwards) : Lambrecht, 1933 : 439. — (V) Gaillard, 1939 : 53, fig. 28-29. — Villalta & Crusafont, 1950 : 147. — Brodkorb, 1964 : 314. — (V) Ballmann, 1969 : 175, pl. 15 fig. 5-6. — Olson, 1974 : 110, fig. 1. — Svec, 1986 : 84.
Ibis milne-edwardsi (Shufeldt) : Brodkorb, 1963 : 292.
? *Miophasianus altus* (Milne-Edwards) : Villalta, 1963 : 271, pl. 4 fig. 4-6, pl. 5 fig. 1-2.
(V) *Miophasianus* sp. : Ballmann, 1972 : 95.

Remarque sur l'émendation de la diagnose. — Le genre *Miophasianus* étant très probablement monospécifique, il me semble hasardeux de rédiger dans les conditions actuelles une diagnose émendée pour l'espèce *M. altus*.

Lectotype. — Extrémité proximale de tarsométatarse droit MNHN SA 1221 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 131 fig. 27-29.

Paralectotypes. — Deuxième phalange du doigt majeur de l'aile gauche MNHN SA 1225 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 131 fig. 34-36 ; extrémité distale de tibiotarse gauche MNHN SA 1222 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 131 fig. 30-33.

Locus typicus. — Sansan (Gers, France).

Stratum typicum. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

Matériel. — Lectotype ; paralectotypes ; extrémité proximale de coracoïde droit MNHN SA 14036.

Dimensions (en mm). — Phalange alaire : longueur totale 20,4 ; largeur estimée de la facette métatarsienne 7,6 ; largeur de la facette digitale 7,2. Tibiotarse : largeur distale estimée 16. Tarsométatarse : largeur proximale 16,3.

Description. — J'ai pu comparer le matériel de Sansan avec les espèces actuelles de paons suivantes : *Pavo cristatus* (Paon bleu), *P. muticus* (Paon spicifère), *Afropavo congensis* (Paon du Congo). Tant par la taille que par les caractères ostéologiques, *Miophasianus altus* se rapproche beaucoup plus des espèces du genre actuel *Pavo*, notamment *P. cristatus*.

L'extrémité proximale de coracoïde se reconnaît par une facette furculaire plus allongée que chez les espèces actuelles ; chez *Afropavo*, cette facette est nettement moins large que chez *Pavo* chez lequel elle présente un bombement nettement plus prononcé que chez le fossile, ce qui lui confère une silhouette bien plus épaisse. En vue ventrale, le bord latéral de cette facette est assez saillant et bien arrondi ; la tubérosité qui le longe est nettement plus marquée que chez *Pavo*. La facette glénoïdale présente par contre une forme assez étroite et allongée qui ressemble plus à ce que l'on observe chez l'actuel *Afropavo*.

La phalange alaire est en assez mauvais état de conservation : le bord latéral de la facette métacarpienne et la majeure partie de la lame osseuse si caractéristique de cet os sont cassés (Fig. 10). La facette métacarpienne présente une forme un peu moins triangulaire que chez l'actuel *Pavo cristatus* avec un bord externe un peu moins pointu. La facette digitale ne présente pas de différence notable par rapport à *P. cristatus*.

L'extrémité distale de tibiotarse est légèrement abimée avec toute la partie antérieure du condyle interne manquante (Fig. 11). La gouttière du *peroneus profondus* est nettement plus longue que chez *Afropavo* ; elle est assez profonde et bordée de crêtes assez saillantes comme chez *P. muticus* (Fig. 11). Le prolongement de cette gouttière est nettement creusé sur la face latérale du condyle externe. Ce condyle, en vue latérale, présente une facette juste en dessous de la gouttière du *peroneus profondus*, de même que

Source : MNHN, Paris

chez *Afropavo*, alors que chez *Pavo* cette facette est presque invisible. Le long du bord postéro-supérieur du condyle externe (Fig. 11 droite), on peut observer une autre facette, très profonde et de forme ovale, qui n'existe ni chez *Pavo* ni chez *Afropavo*. La fosse intercondylienne postérieure est très large comme chez *Pavo* mais les insertions proximales des condyles, surtout du condyle interne, sont plus saillantes sans être toutefois aussi marquées que chez *Afropavo*.

L'extrémité proximale de tarsométatarse ressemble beaucoup à celle de *Pavo*. Elle se caractérise notamment par une face antérieure très creusée en gouttière (Fig. 9), caractère déjà souligné par DEPÉRET (1887) et GAILLARD (1939). L'attache ligamentaire proximale est nettement moins saillante et le tubercule du *tibialis anticus* est nettement plus marqué que chez les genres actuels. L'hypotarse se reconnaît essentiellement par des crêtes nettement plus longues que chez les formes actuelles (Fig. 9).

REMARQUE. — Aucun holotype n'étant désigné par MILNE-EDWARDS (1869-71), je désigne l'extrémité proximale de tarsométatarse MNHN SA 1221 comme lectotype ; les autres pièces figurées par MILNE-EDWARDS deviennent donc des paralectotypes.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *M. altus* a été également décrit dans de nombreux gisements d'Europe occidentale :

— Miocène moyen : Attenfeld en Allemagne (SCHLOSSER, 1916), La Grive-Saint-Alban en France (DEPÉRET, 1887 ; LYDEKKER, 1893 ; GAILLARD, 1939 ; BALLMANN, 1969a), Oeningen en Suisse (LYDEKKER, 1891) ;

— Miocène supérieur : Valles Penedes en Espagne (VILLALTA & CRUSAFONT PAIRO, 1950 ; VILLALTA, 1963), Devinska Nova Ves en Slovaquie (SVEC, 1986).

Nombre de ces attributions ont été effectuées sur un seul critère de taille et nécessiteraient des comparaisons plus complètes.

Des restes attribués à une forme de *Miophasianus* pourraient correspondre également à *M. altus* : Miocène moyen de Vieux Collonges en France (BALLMANN, 1972) et de Corcolès en Espagne (ALFEREZ *et al.*, 1982 ; CHENEVAL, en préparation).

RAPPORT AVEC LES AUTRES PAONS FOSSILES. — *Miophasianus* est le seul genre fossile actuellement connu de paon. Le genre actuel *Pavo* est décrit à partir du Pliocène inférieur en France (MOURER-CHAUVIRÉ, 1989, 1990) et en Moldavie (BOCHENSKI & KUROCHKIN, 1987). A ma connaissance, le genre *Afropavo* et les deux genres d'argus *Rheinardia* et *Argusianus* n'ont pas été décrits à l'état fossile.

Ordre GRUIFORMES Coues, 1884

Sous-ordre GRUES Bonaparte, 1854

Famille GRUIDAE Vigors, 1825

Genre ***PALAEOGRUS*** Portis, 1885

Pars Grus Pallas. — MILNE-EDWARDS, 1869-71, vol. 2, p. 24.
Palaeogrus Portis, 1885 : 362. — LAMBRECHT, 1933 : 518. — CRACRAFT, 1973 : 77.
Ornitocnemus Zigno *nomen nudum*. — PORTIS, 1885 : 362.
Pars Grus Pallas. — LYDEKKER, 1891 : 165. — PARIS, 1912 : 292.
Ornitocnemus Zigno. — LAMBRECHT, 1933 : 518. — BRODKORB, 1967 : 147.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — « Tibiotarse avec condyle externe légèrement aplati distalement, mais bord distal lisse et sans indentation marquée. Extrémité antérieure du condyle interne modérément épaisse, surtout dans la partie proximale. Tubercule modérément développé sur le pont sus-tendineux.

Source : MNHN, Paris

Tarsométatarse avec proéminence intercotylienne bien développée et plus ou moins pointue (mais arrondie) au sommet. Gouttière métatarsienne antérieure bien développée. Face de l'os immédiatement proximale au cotyle interne basse, pas saillante. Hypotarse modérément allongé proximodistalement. Face postérieure de la diaphyse (distalement à l'hypotarse) développée en crête étroite, pas aplatie et arrondie.

Humérus avec condyle interne bien développé, beaucoup plus saillant distalement que le condyle externe. Surface articulaire antérieure haute et saillante. Axe du condyle externe formant un angle d'environ 45° avec l'axe longitudinal de la diaphyse. » (CRACRAFT, 1973 : 77 ; traduit de l'américain).

ESPÈCE-TYPE. — *Palaeogrus princeps* Portis, 1885

AUTRES ESPÈCES COMPRISES DANS LE GENRE. — *Palaeogrus excelsa* (Milne-Edwards, 1869-71) ; *P. hordwelliensis* (Lydekker, 1891) ; *P. geiseltalensis* Lambrecht, 1935.

DISTRIBUTION. — Eocène moyen à Miocène moyen.

Palaeogrus excelsa (Milne-Edwards, 1869-71)

Fig. 12

(V) *Grus excelsa* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 24, pl. 75, 76 fig. 1-2.
Grus excelsa Milne-Edwards. — LYDEKKER, 1891 : 164. — PARIS, 1912 : 292.
Palaeogrus excelsa (Milne-Edwards). — LAMBRECHT, 1933, 519, fig. 155A. — (V) CRACRAFT, 1973 : 82, fig. 36-37.
Ornitocnemus excelsus (Milne-Edwards). — BRODKORB, 1967, p. 148.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — « Plus petite que *P. princeps*, plus grande que *P. geiseltalensis* et *P. hordwelliensis*. » (CRACRAFT, 1973 : 82 ; traduit de l'américain).

LECTOTYPE. — Extrémité distale de tibiotarse droit MNHN Av 8556 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71 : pl. 75 fig. 5-6 et *in* CRACRAFT, 1973 : fig. 36 ; désigné par CRACRAFT (1973).

PARALECTOTYPES. — Coracoïde droit entier MNHN Av 8547 figuré *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71 : pl. 75 fig. 7 ; extrémité distale d'humérus droit MNHN Av 8548 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71 : pl. 75 fig. 8-9 et *in* CRACRAFT, 1973 : fig. 37 ; extrémité proximale d'ulna droite MNHN Av 8551 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71 : pl. 75 fig. 10-11 ; moitié proximale de métacarpe droit AMNH 10583 (moulage FSL 443691) figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71 : pl. 76 fig. 1-2 ; extrémité proximale de tarsométatarse droit MNHN Av 8557 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71 : pl. 75 fig. 1-4 et *in* CRACRAFT, 1973 : fig. 37 ; première phalange du doigt III MNHN Av 8560 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71 : pl. 75 fig. 12-15 ; première phalange du doigt IV MNHN Av 8561 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1867-71 : pl. 75 fig. 16.

LOCUS TYPICUS. — Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France).

STRATUM TYPICUM. — Miocène, Agenien, zone MN 2a.

MATÉRIEL RÉFÉRÉ. — Moitié distale de tibiotarse droit juvénile MNHN SA 1218 + 10286.

DIMENSIONS (en mm). — Largeur minimale de la diaphyse 7,5 ; épaisseur minimale de la diaphyse 5,0 ; largeur distale 15,4.

DESCRIPTION. — Parmi le matériel inédit de Sansan, se trouvent trois fragments de tibiotarse juvénile qui correspondent en fait à un seul et même os (Fig. 12).

Le tibiotarse de *Palaeogrus* se distingue de celui du genre actuel *Grus* notamment par l'absence de toute indentation sur le bord distal du condyle externe, qui est par ailleurs relativement plus bref antéropostérieurement, par une proéminence ligamentaire antérieure relativement réduite et par un tubercule moins développé à l'extrémité de la gouttière du *peroneus profondus* (CRACRAFT, 1973). Malgré son caractère juvénile, avec un pont sus-tendineux pas totalement ossifié et un tubercule pas encore totalement soudé à l'épiphyse de l'os (Fig. 12), le tibiotarse de Sansan présente tous les caractères de *Palaeogrus* et il ne fait donc pas de doute qu'il appartienne à ce genre.

Source : MNHN, Paris

Mis à part une taille plus faible, probablement due à son caractère juvénile, l'os de Sansan ressemble tout à fait aux tibiotarses de *P. excelsa* décrits dans le gisement de Saint-Gérand-le-Puy.

REMARQUES. — L'attribution d'un spécimen du gisement de Sansan au genre *Palaeogrus* est importante car ce genre n'était jusqu'à présent décrit que jusqu'au Miocène inférieur.

Il faut toutefois souligner que l'attribution de l'espèce *P. excelsa* au genre *Palaeogrus* reste problématique (OLSON, 1985a) ; en effet, aucune comparaison directe n'a été faite entre *P. excelsa* du Miocène et les espèces de l'Eocène, dont l'espèce-type *P. princeps*.

Notons enfin que le nom de genre *Grus* étant féminin, le nom de genre *Palaeogrus* l'est également ; il vaudrait donc mieux respecter l'orthographe initiale « *excelsa* » indiquée par MILNE-EDWARDS (1869-71) plutôt que de conserver l'orthographe « *excelsus* » utilisée pour la première fois par BRODKORB (1967) lors de l'attribution de l'espèce au genre *Ornitocnemus nom. nud.* et conservée depuis (CRACRAFT, 1973).

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *P. excelsa* n'est connue qu'à Saint-Gérand-le-Puy et Sansan pour le moment.

RAPPORT AVEC LES AUTRES ESPÈCES DU GENRE *PALAEOGRUS*. — En l'état actuel des connaissances, il est impossible de préciser les rapports entre les diverses espèces du genre *Palaeogrus*. Seule une étude plus détaillée du matériel de Saint-Gérand-le-Puy et une révision complète des autres espèces permettraient de préciser ces rapports.

Sous-ordre RALLI (Reichenbach, 1852)

Famille RALLIDAE Vigors, 1825

Nos connaissances sur les râles sont tout aussi confuses que celles sur les perdrix. De nombreuses espèces fossiles ont été décrites sans que leur validité et leur attribution générique soient assurées. Pour le Miocène d'Europe occidentale, les petits râles sont classés dans cinq genres fossiles (*Palaeoaramides*, *Paraortygometra*, *Pararallus*, *Miorallus* et *Microrallus*) dont les affinités respectives sont encore floues (CRACRAFT, 1973 ; OLSON, 1977a).

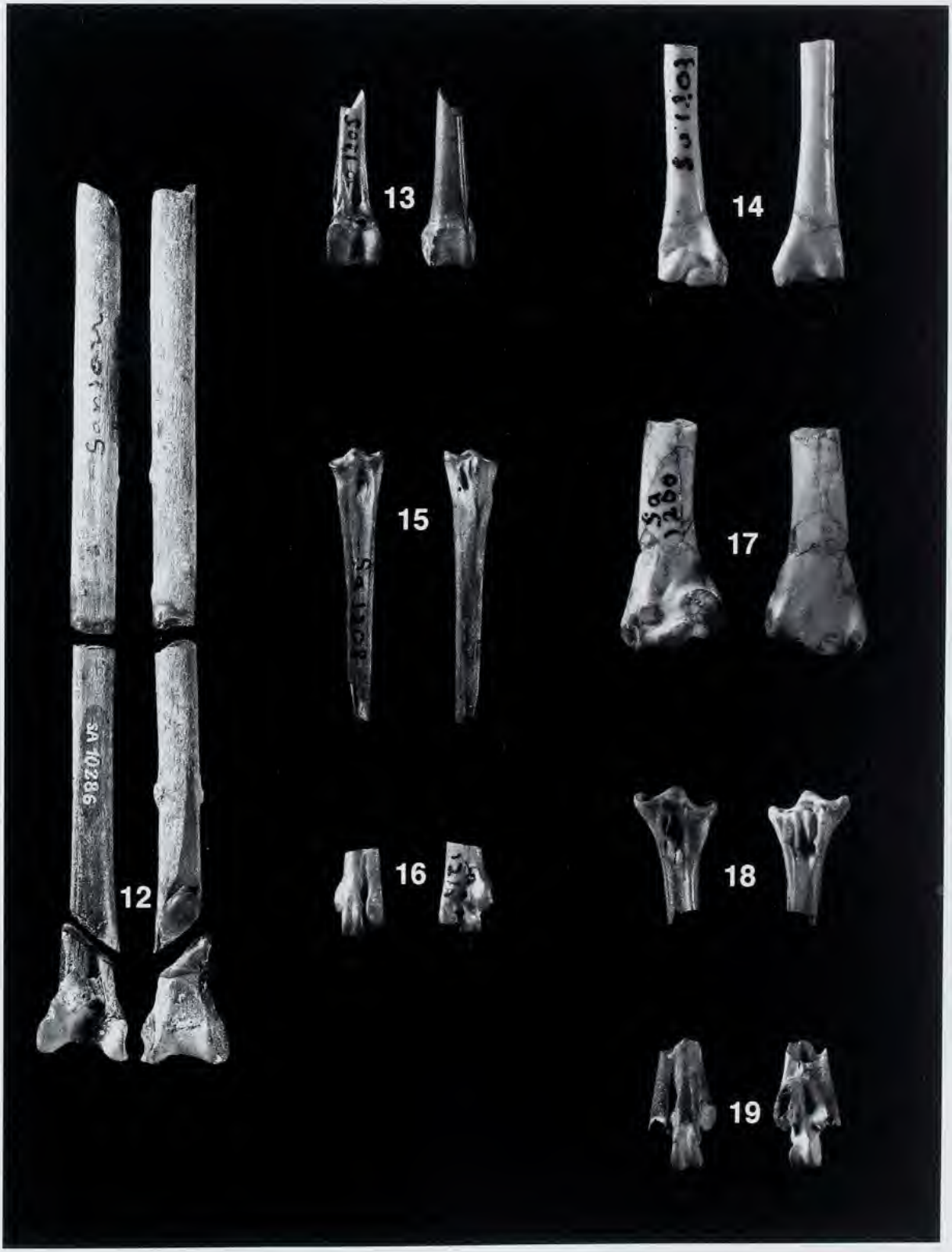
À Sansan, trois espèces de râles ont été décrites, originellement classées dans le genre actuel *Rallus* (MILNE-EDWARDS, 1869-71) ; par la suite, chacune de ces espèces a été rangée dans un genre différent, soit les espèces *Pararallus dispar*, *Palaeoaramides beaumontii* et *Miorallus major*. Une première révision (CRACRAFT, 1973) avait permis de mieux cerner chaque espèce et de définir leurs lectotypes. Toutefois une

---

FIG. 12-19. — **12** : *Palaeogrus excelsa* (Milne-Edwards, 1869-71). Moitié distale de tibiotarse droit juvénile (en trois fragments) MNHN SA 1218 + 10286 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 1). 13-16 : *Palaeoaramides beaumontii* (Milne-Edwards, 1869-71). **13** : lectotype, moitié distale de tibiotarse droit MNHN SA 1205 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2). **14** : paralectotype, moitié distale d'humérus droit MNHN SA 1203 ; à gauche, vue palmaire ; à droite, vue anconale (x 2). **15** : paralectotype, moitié proximale de tibiotarse droit MNHN SA 1208 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2). **16** : paralectotype, extrémité distale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1210 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2). **17** : *Miorallus major* (Milne-Edwards, 1869-71). Holotype, extrémité distale d'humérus gauche MNHN SA 1200 ; à gauche, vue palmaire ; à droite, vue anconale (x 2). **18-19** : *Numenius antiquus* Milne-Edwards, 1867-68. **18** : lectotype, extrémité proximale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1227 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2). **19** : paralectotype, épiphyse distale de tarsométatarse droit MNHN SA 1228 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2).

*FIGS 12-19. — **12** : Palaeogrus excelsa (Milne-Edwards, 1869-71). Distal half of right juvenile tibiotarsus (in three pieces) MNHN SA 1218 + 10286 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 1). 13-16 : Palaeoaramides beaumontii (Milne-Edwards, 1869-71). **13** : lectotype, distal half of right tibiotarsus MNHN SA 1205 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2). **14** : paralectotype, distal half of right humerus MNHN SA 1203 ; left, palmar view ; right, anconal view (x 2). **15** : paralectotype, proximal half of right tibiotarsus MNHN SA 1208 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2). **16** : paralectotype, distal end of left tarsometatarsus MNHN SA 1210 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2). **17** : Miorallus major (Milne-Edwards, 1869-71). Holotype, distal end of left humerus MNHN SA 1200 ; left, palmar view ; right, anconal view (x 2). **18-19** : Numenius antiquus Milne-Edwards, 1867-68. **18** : lectotype, proximal end of left tarsometatarsus MNHN SA 1227 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2). **19** : paralectotype, distal epiphysis of right tarsometatarsus MNHN SA 1228 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2).*

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

étude plus approfondie du matériel, complété par des pièces inédites, m'a permis de montrer que le lectotype de *Pararallus dispar* désigné par CRACRAFT (1973), n'appartient pas à un rallidae mais à un petit Psittacidae (cf. plus loin, la remarque *in* genre *Pararallus*). Le reste du matériel décrit sous le nom de *Pararallus dispar* appartient à *Palaeoaramides beaumontii* dont l'attribution au genre *Palaeoaramides*, également connu à Saint-Gérand-le-Puy et La Grive-Saint-Alban, est correcte. Enfin l'espèce *Miorallus major* est maintenue mais est transférée dans la sous-famille des Fulicinae.

Sous-famille RALLINAE (Vigors, 1825)

Genre *PALAEOARAMIDES* Lambrecht, 1933

Pars Rallus L. — MILNE-EDWARDS, 1869-71, vol. 2, p. 152.
Pars Palaeoperdix Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 245.
Pars Rallus L. — LYDEKKER, 1891 : 144. — LAMBRECHT, 1933 : 467.
Pars Palaeoperdix Milne-Edwards. — LYDEKKER, 1891 : 139. — PARIS, 1912 : 295. — LAMBRECHT, 1933 : 432. — BRODKORB, 1964 : 313.
Palaeoaramides Lambrecht, 1933 ; p. 462. — BRODKORB, 1967 : 119. — CRACRAFT, 1973 : 25. — OLSON, 1977 : 346. — KUROCHKIN, 1980 : 69. — KUROCHKIN, 1985 : 66.
Pars Pararallus Lambrecht, 1933 : 466.
Pars Pararallus Lambrecht. — BRODKORB, 1967 : 120. — CRACRAFT, 1973 : 31. — OLSON, 1977 : 347.
Tertiariaporphyrula Kurochkin & Ganya : 66.

DIAGNOSE ORIGINALE. — « Tarsométatarse plus long que la totalité du doigt médian chez *Aramides*, plus court que le doigt médian et sa griffe chez *Rallus*. M. EDW. compare « *Rallus Christyi* » et « *Rallus eximius* » à *Aramides cayennensis*. En raison de la grande ancienneté géologique de ces découvertes, je les place toutes deux dans le nouveau genre *Palaeoaramides*.

Hypotarse séparé de la diaphyse de manière anguleuse, alors que chez *Rallus* l'hypotarse se fond dans la diaphyse. En vue distale, trochlées formant un demi-cercle plus fermé alors qu'il est plus ouvert chez *Rallus*. Trochlée interne du tibiotarse relativement plus fortement développée que chez *Rallus*. » (LAMBRECHT, 1933 : 462 ; traduit de l'allemand).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — « Tarsométatarse avec trochlée interne bien développée à large base d'insertion et très tournée postérieurement. Sillon intertrochléen externe modérément large. Foramen distal en forme de fente. Hypotarse avec deux gouttières tendineuses bien définies sur la surface interne. Pas de canaux. Proéminence intercotylienne semblant basse et émoussée.

Tibiotarse avec condyle externe arrondi, relevé postérieurement. Condyle interne un peu plus projeté antérieurement que le condyle externe. Pont supratendineux étroit proximodistalement. Tubercule peu marqué ou manquant sur le pont supratendineux.

Humérus avec entépicondyle sensiblement projeté anconalement et distalement. Attache du pronator brevis absente ou très faiblement développée. Fossettes peu définies sur la face de l'entépicondyle. Gouttière tricipitale externe profonde. Fosse olécrâne profonde. Condyle interne arrondi, pas fortement allongé latéromédialement. Proéminence ectépicondylienne faiblement développée. Tubérosité externe bien développée. Sillon ligamentaire profond et allongé latéromédialement. Gouttière capitale profonde et large ancono-palmairement. » (CRACRAFT, 1973 : 25-26 ; traduit de l'américain).

ESPÈCE-TYPE. — *Palaeoaramides christyi* (Milne-Edwards, 1867-71).

AUTRES ESPÈCES COMPRISES DANS LE GENRE. — *P. beaumontii* (Milne-Edwards, 1867-71) ; *P. lungi* (Kurochkin & Ganya, 1972) ; *P. minutus* Cracraft, 1973 ; *P. tugarinovi* Kurochkin, 1980.

DISTRIBUTION. — Miocène inférieur à Pliocène moyen.

Source : MNHN, Paris

Palaeoaramides beaumontii (Milne-Edwards, 1869-71)

Fig. 13-16

(V) *Pars Palaeoperdix prisca* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, pl. 131 fig. 11-14.
(V) *Pars Rallus Beaumontii* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 152, pl. 104 fig. 13-26.
(V) *Non Rallus Beaumontii* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, pl. 104 fig. 10-12. -
(V) *Pars Rallus dispar* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, pl. 105, fig. 17-22, 27-30.
Pars Palaeoperdix prisca Milne-Edwards. — LYDEKKER, 1891 : 139. — PARIS, 1912 : 296. — (V) LAMBRECHT, 1933 : 432.
Pars Rallus dispar Milne-Edwards. — LYDEKKER, 1891 : 144.
Pars Rallus beaumonti Milne-Edwards. — LYDEKKER, 1891 : 145.
Pars Rallus ? beaumonti Milne-Edwards. — PARIS, 1912 : 295.
Pars Rallus ? dispar Milne-Edwards. — PARIS, 1912 : 295.
Pars Rallus Beaumonti Milne-Edwards. — (V) LAMBRECHT, 1933 : 467.
Pars Palaeoperdix priscus Milne-Edwards. — BRODKORB, 1964 : 313.
Pars Pararallus dispar (Milne-Edwards). — (V) LAMBRECHT, 1933 : 466. — BRODKORB, 1967 : 120. — (V) CRACRAFT, 1973 : fig. 15 C-F, 16. — OLSON, 1977 : 347.
Pars Pararallus beaumonti (Milne-Edwards). — BRODKORB, 1967 : 120.
Tertiariaporphyrula beaumonti (Milne-Edwards). — KUROCHKIN & GANYA, 1972 : 66.
(V) *Pars Palaeoaramides beaumonti* (Milne-Edwards). — CRACRAFT, 1973 : 30, fig. 13.
Pars Palaeoaramides beaumontii (Milne-Edwards). — OLSON, 1977 : 346.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — « Beaucoup plus petit que *P. christyi* et beaucoup plus grand que *P. minutus*. » (CRACRAFT, 1973 : 30 ; traduit de l'américain).

LECTOTYPE. — Moitié distale de tibiotarse droit MNHN SA 1205 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71, pl. 104 fig. 16-20, désigné par CRACRAFT (1973).

PARALECTOTYPES. — Epiphyse proximale d'humérus droit MNHN SA 1204 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1867-71, pl. 104 fig. 21, 22, 26 et *in* CRACRAFT, 1973, fig. 13 C ; épiphyses distales d'humérus droit MNHN SA 1203 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71, pl. 104 fig. 21-25 et *in* CRACRAFT, 1973, fig. 13 AB, et MNHN SA 1238 (= *Palaeoperdix prisca* Milne-Edwards *sensu*) figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71, pl. 131 fig. 11-14 ; épiphyse distale de tibiotarse gauche MNHN SA 1202 (= *Rallus dispar* Milne-Edwards *sensu*) figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71, pl. 105 fig. 27-30 et *in* CRACRAFT, 1973, fig. 15 C-F ; moitié proximale de tarsométatarse droit MNHN SA 1208 (= *Rallus dispar* Milne-Edwards *sensu*) figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71, pl. 105 fig. 17-21 et *in* CRACRAFT, 1973, fig. 16 C ; épiphyse distale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1210 (= *Rallus dispar* Milne-Edwards *sensu*) figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71, pl. 105 fig. 17-20 et *in* CRACRAFT, 1973, fig. 16 AB.

LOCUS TYPICUS. — Sansan (Gers, France).

STRATUM TYPICUM. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

MATÉRIEL. — Lectotype ; paralectotypes ; coracoïdes droits complets MNHN SA 14037-14038 ; extrémité proximale d'humérus droit MNHN SA 14039 ; extrémités distales d'humérus gauches MNHN SA 1290, 10257, 10279 et droits MNHN SA 1276, 10244 ; moitié distale d'ulna gauche MNHN SA 1402 ; métacarpe droit entier abîmé MNHN SA 1303 ; moitié distale de métacarpe gauche MNHN SA 1405 ; extrémités distales de tibiotarses gauches MNHN SA 1217, 1306-1307, 1493, 10671 et droit MNHN SA 1214 ; épiphyse proximale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1209 et droits MNHN SA 1207 (juvénile), 1410 ; épiphyses distales de tarsométatarses gauches MNHN SA 1211, 10234, 14040, 14113-14114 et droits MNHN SA 1252, 10250, 10265, 14041.

DIMENSIONS. — Tableau 4.

DESCRIPTION. — *Palaeoaramides beaumontii* se distingue par une taille plus petite que celle des espèces *P. christyi* du Miocène inférieur de Saint-Gérand-le-Puy (MILNE-EDWARDS, 1867-71 ; CRACRAFT, 1973) et *P. lungi* du Miocène supérieur de Moldavie (KUROCHKIN & GANYA, 1972). Ces trois espèces ont une taille deux à trois fois supérieure à celle de *P. minutus* du Miocène moyen de La Grive-Saint-Alban (CRACRAFT, 1973) ; cette très petite espèce a toutefois été décrite sur un seul tarsométatarse en mauvais état de conservation et sa position systématique est provisoire (CRACRAFT, 1973 ; OLSON, 1977a).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4. — *Palaeoaramides beaumontii*, dimensions des os longs, en mm.
TABLE 4. — Palaeoaramides beaumontii, *mensuration of long bones, in mm.*

	Extrêmes	Moy.	n	Var.
Coracoïde				
Longueur totale	22,22-24,86	23,5	2	1,87
Longueur partielle	20,88-23,94	22,4	2	2,16
Largeur diaphyse	2,66-2,76	2,7	2	0,07
Largeur distale	5,66-6,80	6,2	2	0,81
Humérus				
Largeur proximale	8,84-9,28	9,1	2	0,31
Largeur diaphyse	2,36-3,52	2,9	6	0,37
Diamètre diaphyse	1,88-3,02	2,4	6	0,37
Largeur distale	6,00-7,68	6,6	6	0,62
Ulna				
Largeur diaphyse	-	1,7	1	-
Diagonale distale		2,9	1	-
Métacarpe				
Longueur totale	-	21,5	1	-
Largeur proximale	-	5,0	1	-
Largeur distale	2,54*-2,80*	2,7	2	0,18
Tibiotarse				
Largeur diaphyse	2,22-2,96	2,6	3	0,37
Diamètre diaphyse	1,92-2,56	2,2	3	0,32
Largeur distale	4,36-5,68	5,0	8	0,45
Tarsométatarse				
Largeur proximale	4,26-6,48	5,1	4	0,96
Largeur diaphyse	-	2,1	1	-
Largeur distale	4,5*-5,00	4,7	5	0,20
Diagonale distale	4,62-5,40	5,1	3	0,43

(*) = mesures estimées.

La taille de *P. beaumontii* est par contre assez similaire à celle de *P. tugarinovi* du Pliocène moyen de Mongolie (KUROCHKIN, 1980, 1985). Si l'on ajoute que les différences ostéologiques indiquées entre ces deux espèces sont minimes (KUROCHKIN, 1985), on pourrait supposer que *P. tugarinovi* soit en fait un synonyme de *P. beaumontii*, seule une comparaison directe des matériels permettrait de le confirmer.

Outre la différence de taille, *P. beaumontii* se distingue de l'espèce-type *P. christyi* par les caractères suivants :

Tibiotarse (Fig. 13) : (1) condyle interne un peu plus fin ; (2) gouttière tendineuse bordée de petites tubérosités un peu moins développées au-dessus du bord proximal du pont sus-tendineux.

Tarsométatarse (Fig. 15-16) : (1) proéminence intercotylienne moins globuleuse, creusée d'une petite fossette plus marquée ; (2) aire intercotylienne postérieure un peu moins importante ; (3) trochlée du doigt II un peu moins globuleuse et à aile moins pointue ; (4) trochlée du doigt III semblant plus courte en vue postérieure.

Source : MNHN, Paris

REMARQUES. — Parmi le matériel figuré par MILNE-EDWARDS (1869-71), l'extrémité distale de tarsométatarse MNHN SA 1206 n'appartient pas à *P. beaumontii* ni à un autre Rallidae. La trochlée du doigt IV est manquante sur cette pièce osseuse, ce qui ne facilite pas la détermination ; cette pièce reste pour le moment indéterminée.

Parmi ce matériel-type, je n'ai pas retrouvé le fragment proximal de tarsométatarse (MILNE-EDWARDS, 1867-71, pl. 104 fig. 13-15).

Le matériel étudié correspond à un nombre minimal de cinq individus.

On peut également souligner que la présence d'un os juvénile laisse supposer que *P. beaumontii* devait nicher à Sansan.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *P. beaumontii* n'est connu qu'à Sansan pour le moment.

Sous-famille FULICINAE (Nitzsch, 1820)

Genre ***MIORALLUS*** Lambrecht, 1933

Pars *Rallus* L. — MILNE-EDWARDS, 1869-71 : vol. 2, p. 157.
Pars *Rallus* L. — LYDEKKER, 1891 : 145.
Miorallus Lambrecht, 1933 : 466. — BRODKORB, 1967 : 124. — CRACRAFT, 1973 : 37. — OLSON, 1977 : 347.

DIAGNOSE. — La même que pour l'espèce, le genre étant monospécifique pour le moment.

Miorallus major (Milne-Edwards, 1869-71)

Fig. 17

(V) *Rallus major* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 157, pl. 103 fig. 12-16.
Rallus major Milne-Edwards. — LYDEKKER, 1891 : 145.
? *Rallus major* Milne-Edwards. — FRAAS, 1870 : 50.
Rallus ? major Milne-Edwards. — PARIS, 1912 : 295.
Miorallus major (Milne-Edwards). — LAMBRECHT, 1933 : 466. — BRODKORB, 1967 : 124. — (V) CRACRAFT, 1973 : 37, fig. 18. — OLSON, 1977 : 347.

DIAGNOSE ORIGINELLE. — « Epicondyle médial plus court que chez *Gallinula* et *Fulica* parmi lesquelles se situe la forme selon M.-EDW. » (LAMBRECHT, 1933 : 466 ; traduit de l'allemand).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — « Humérus à entépicondyle projeté distalement et anconalement. Attache du ligament articulaire antérieur large et dirigée distopalmairement. Condyle interne arrondi, bulbeux, projeté distalement bien au-delà du condyle externe. Attache du pronator brevis bien développée. Impression du M. brachialis anticus resserrée. Gouttière tricipitale externe superficielle. Os fort et robuste. » (CRACRAFT, 1973 : 37 ; traduit de l'américain).

HOLOTYPE. — Extrémité distale d'humérus gauche MNHN SA 1200 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71, pl. 103 fig. 12-16 et *in* CRACRAFT, 1973, fig. 18.

LOCUS TYPICUS. — Sansan (Gers, France).

STRATUM TYPICUM. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

MATÉRIEL. — Holotype ; extrémité distale d'humérus droit MNHN SA 14042.

DIMENSIONS (en mm). — Largeur minimale de la diaphyse 4,2 ; épaisseur minimale de la diaphyse 4,1 ; largeur distale 8,5-9,0.

Source : MNHN, Paris

DESCRIPTION. — *Miorallus major* a été comparé avec les espèces actuelles suivantes :

— Rallinae : *Rallus aquaticus* (Râle d'eau), *Porzana pusilla* (Marouette de Baillon), *P. porzana* (Marouette ponctuée), *Gallinula mortierii* (Gallinule de Tasmanie), *G. chloropus* (Gallinule poule-d'eau), *Porphyrio porphyrio* (Talève sultane) ;

— Fulicinae : *Fulica atra* (Foulque macroule).

Miorallus major se distingue de la plupart des espèces avec lesquelles il a été comparé par sa grande taille ; sur ce plan, il se rapproche des actuels *Porphyrio porphyrio* et *Fulica atra*.

L'humérus distal se reconnaît immédiatement par une impression du *brachialis anticus* profonde, légèrement oblique par rapport à l'axe de la diaphyse et relativement écartée du bord interne de l'os (Fig. 17 gauche). L'entépicondyle est large, à bord distal bien arrondi et légèrement plus saillant que le condyle interne ; sur la face anconale, il forme une saillie très nette. L'attache du ligament articulaire antérieur est bien développée ; elle dépasse largement sur la face palmaire mais elle est très nettement séparée du condyle interne (Fig. 17). L'attache du *pronator brevis* est très nettement marquée ; par rapport aux genres chez lesquels cette attache est également marquée, elle est située plus palmairement et plus haut vis-à-vis de l'attache du ligament articulaire antérieur. L'ectépicondyle est très arrondi, relativement peu saillant distalement ; la proéminence ectépicondylienne est fortement séparée du condyle externe par un large sillon. Sur la face anconale, la gouttière tricipitale externe est très large mais très superficielle ; par contre la fosse olécrânienne est profonde (Fig. 17 droite).

Ces caractères distinguent notre fossile de la plupart des genres actuels avec lesquels il a été comparé ainsi que du genre fossile *Palaeoaramides*. Par contre, le développement de l'attache du ligament articulaire antérieur et la forme de la face anconale rapprochent *M. major* de l'actuelle *Fulica atra* dont il a approximativement la taille ; cette ressemblance avait d'ailleurs déjà été soulignée par CRACRAFT (1973).

Par rapport à cette dernière espèce, *M. major* se distingue par les caractères suivants : (1) impression du *brachialis anticus* plus étroite, plus profonde et située un peu plus dans l'axe de la diaphyse ; (2) condyle interne un peu plus grêle et projeté nettement plus distalement que le condyle externe ; (3) attache du ligament articulaire antérieur un peu plus plate ; (4) attache du *pronator brevis* nettement marquée, un peu plus éloignée de l'attache du ligament articulaire antérieur ; (5) entépicondyle et ectépicondyle beaucoup plus arrondis et moins saillants distalement ; (6) entépicondyle plus développé vers la face anconale ; (7) proéminence ectépicondylienne située un peu plus haut ; (8) gouttière tricipitale externe plus superficielle.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — La présence de *M. major* a été également mentionnée dans le gisement miocène de Steinheim (FRAAS, 1870) mais cette détermination serait à contrôler plus précisément (LAMBRECHT, 1933), d'autant plus que sont citées mais non décrites des pièces osseuses encore inconnues pour ce genre.

JANOSSY (1993) attribue provisoirement au genre *Miorallus* un fragment d'humérus, malheureusement très endommagé, du gisement de Rudabanya (Miocène supérieur de Hongrie).

RAPPORT AVEC LES AUTRES FULICINAE FOSSILES. — Le seul autre genre fossile attribué aux Fulicinae est *Miofulica*, genre créé pour l'espèce *M. dejardinii* du Miocène moyen de Belgique (VAN BENEDEN, 1871 ; LAMBRECHT, 1933). Toutefois la description de cette espèce reste douteuse et nécessiterait une nouvelle étude pour confirmer sa position systématique (CRACRAFT, 1973 ; OLSON, 1977a).

Dans l'état actuel des connaissances, le genre *Miorallus* est donc le seul genre fossile attribué avec certitude aux Fulicinae.

Le seul genre actuel, *Fulica*, est connu depuis le Pliocène inférieur avec l'espèce *F. inflexis* de l'Oregon (BRODKORB, 1961) ; d'autres espèces fossiles de *Fulica* ont été décrites dans divers gisements quaternaires (BRODKORB, 1967 ; OLSON, 1977a).

Source : MNHN, Paris

Ordre CHARADRIIFORMES (Huxley, 1867)

Sous-ordre CHARADRII (Huxley, 1867)

Famille SCOLOPACIDAE Vigors, 1825

Sous-famille TRINGINAE Gray, 1840

Genre ***NUMENIUS*** Brisson, 1760

Numenius antiquus Milne-Edwards, 1867-68

Fig. 18-19

(V) *Numenius antiquus* Milne-Edwards, 1867-68 : vol. 1, p. 415, pl. 64 fig. 27-31. — LYDEKKER, 1891 : 175. — PARIS, 1912 : 293. — LAMBRECHT, 1933 : 542. — BRODKORB, 1967 : 188.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Espèce plus petite que l'actuel *Numenius arquata* ; tarsométatarse à proéminence intercotylienne grêle, à gouttières calcanéennes relativement faibles et presque de même hauteur.

LECTOTYPE. — Extrémité proximale de tarsométatatarse gauche MNHN SA 1227 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1867-68, pl. 64 fig. 27-31.

PARALECTOTYPE. — Fragment distal abîmé (trochlées II et IV cassées) de tarsométatarse droit MNHN SA 1228 figuré *in* MILNE-EDWARDS, 1867-68, pl. 64 fig. 27.

LOCUS TYPICUS. — Sansan (Gers, France).

STRATUM TYPICUM. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

MATÉRIEL. — Lectotype ; paralectotype ; fragment distal très abîmé de tarsométatarse gauche MNHN SA 1229.

DIMENSIONS (en mm). — Largeur proximale 7,0.

DESCRIPTION. — *Numenius antiquus* a été comparé avec les espèces actuelles suivantes :

— Tringinae : *Limosa limosa* (Barge à queue noire), *Numenius arquata* (Courlis cendré), *Tringa totanus* (Chevalier gambette), *T. hypoleucos* (Chevalier guignette) ;

— Scolopacinae : *Scolopax rusticola* (Bécasse des bois) ;

— Gallinagoninae : *Gallinago gallinago* (Bécassine des marais), *Lymnocryptes minimus* (Bécassine sourde), *Limnodromus griseus* (Bécassin roux) ;

— Calidridinae : *Calidris canutus* (Bécasseau maubèche), *C. melanotos* (Bécasseau à poitrine cendrée), *Philomachus pugnax* (Combattant varié).

Le fragment de tarsométatarse proximal appartient sans aucun doute possible à un Tringinae de par la disposition caractéristique de l'hypotarse (Fig. 18 droite). La crête calcanéenne interne forte longe un canal calcanéen bien délimité ; les deux crêtes médianes et la crête externe, en saillies décroissantes, forment des gouttières calcanéennes bien nettes. Chez *Scolopax*, la crête interne est nettement plus forte que chez le fossile et le cotyle interne est bien plus développé du côté interne de l'os. Chez les Gallinagoninae, on observe deux canaux calcanéens (*Gallinago*) ou une gouttière médiane tendant à se fermer en second canal (*Lymnocryptes*, *Limnodromus*). Chez les Calidrininae enfin, les crêtes médianes et externe sont peu marquées et les gouttières calcanéennes peu visibles.

Source : MNHN, Paris

Parmi les Tringinae actuels avec lesquels j'ai pu le comparer, le fossile ressemble fortement à *Numenius arquata*. Toute la disposition de l'épiphyse proximale est quasiment identique. Par rapport à cette espèce, le fossile présente les caractères distinctifs suivants : (1) bord antérieur du cotyle interne plus uniforme ; (2) proéminence intercotylienne plus grêle ; (3) saillie beaucoup plus discrète sur le bord latéral du cotyle externe ; (4) gouttière en avant du canal calcanéen un peu moins profonde ; (5) gouttières médianes et externe presque de même hauteur.

Les fragments distaux de tarsométatarse sont en trop mauvais état de conservation pour pouvoir être utilement comparés avec les espèces actuelles (Fig. 19).

REMARQUE. — Aucun holotype n'étant désigné par MILNE-EDWARDS, je désigne comme lectotype l'extrémité proximale de tarsométatarse MNHN SA 1227 ; l'autre tarsométatarse figuré par MILNE-EDWARDS (1867-71) devient donc un paralectotype.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Actuellement *Numenius antiquus* n'est connu qu'à Sansan.

RAPPORT AVEC LES AUTRES TRINGINAE FOSSILES. — *N. antiquus* semble la seule espèce fossile du genre *Numenius* actuellement connue. L'espèce *N. gypsorum* décrite dans l'Eocène de France (BRUNET, 1970) est d'attribution générique très incertaine (BRODKORB, 1967).

Il faut cependant noter qu'un nombre appréciable de petites espèces de limicoles a été décrit dans les gisements miocènes d'Europe, notamment dans les gisements français de Saint-Gérand-le-Puy et de La Grive-Saint-Alban (MILNE-EDWARDS, 1867-68 ; LYDEKKER, 1893 ; ENNOUCHI, 1930). Toutes ces espèces, généralement classées dans le genre actuel *Tringa*, très proche du genre *Numenius*, nécessiteraient une révision complète et des comparaisons directes, entre autres avec l'espèce de Sansan.

Ordre PSITTACIFORMES (Wagler, 1830)

La présence d'un Psittaciforme parmi l'avifaune de Sansan n'avait pour le moment jamais été clairement établie bien que j'ai trouvé qu'avait subrepticement été mentionnée la présence à Sansan d'un « perroquet à formes plus grêles et que je distingue sous le nom de *Psittacus Lartetianus* » (MILNE-EDWARDS, 1872). Or, outre le fait que la pièce-type de *Pararallus dispar* appartienne en fait à un perroquet, j'ai découvert parmi le matériel inédit de Sansan un nombre non négligeable de pièces osseuses qui peuvent être également attribuées sans équivoque possible à un petit Psittacinae.

Famille PSITTACIDAE (Illiger, 1811)

Sous-famille PSITTACINAE (Illiger, 1811)

Genre ***PARARALLUS*** Lambrecht, 1933

Pars Rallus L. — MILNE-EDWARDS, 1869-71 : vol. 2, p. 155.
Pars Rallus L. — LYDEKKER, 1891 : 144.
Pararallus Lambrecht, 1933 : 466. — BRODKORB, 1967 : 119. — CRACRAFT, 1973 : 31. — OLSON, 1977 : 347.
Non Pararallus Lambrecht. — MARTINI, 1967 : 289. — BRODKORB, 1971 : 180. — CRACRAFT, 1973 : 38. — OLSON, 1977 : 373. — MLIKOVSKY, 1992 : 441.

DIAGNOSE. — La même que pour l'espèce, le genre étant monospécifique pour le moment.

REMARQUE. — Le genre *Pararallus* a été créé pour l'espèce *P. dispar* car elle présentait un aspect morphologique « en partie de *Rallus*, en partie de *Gallinula* » (LAMBRECHT, 1933). La diagnose émendée du genre a été rédigée par la suite (CRACRAFT, 1973). J'ai montré précédemment que le matériel-type de *P. dispar* appartient en fait au râle *Palaeoaramides beaumontii* (cf. précédemment, l'introduction de la

Source : MNHN, Paris

famille des Rallidae) sauf le lectotype désigné par CRACRAFT qui appartient en fait à un petit Psittacinae. Il en résulte donc que, malgré l'inadéquation de ce nom, le genre *Pararallus* doit être transféré parmi les Psittaciformes.

Une autre espèce, décrite dans l'Oligocène d'Allemagne, avait été également classée dans le genre *Pararallus* sous le nom de *P. hassenkampi* (MARTINI, 1967). Cette espèce est décrite sur des phalanges et un fragment de tarsométatarse en très mauvais état de conservation et les critères anatomiques mentionnés font maintenant considérer cette espèce comme n'appartenant pas aux Rallidae (CRACRAFT, 1973 ; OLSON, 1977a ; MLIKOVSKY, 1992). Il ne me semble pas que cette espèce puisse être davantage un Psittacinae : *P. hassenkampi* doit donc être considéré comme *Incertae Sedis* jusqu'à nouvelle étude.

Il en résulte que le genre *Pararallus* reste monospécifique. La diagnose émendée du genre (CRACRAFT, 1973) doit être considérée comme celle de l'espèce. Toutefois cette diagnose a été rédigée en utilisant un matériel dont seul l'holotype est maintenu dans le genre *Pararallus*. Il me semble donc pour le moment préférable de conserver uniquement la partie de la diagnose concernant cet holotype comme diagnose émendée de l'espèce jusqu'à ce qu'une étude complète des Psittaciformes fossiles du Miocène d'Europe puisse davantage clarifier les rapports évolutifs de ces espèces.

Pararallus dispar (Milne-Edwards, 1869-71)

Fig. 20-22

(V) *Rallus dispar* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 155, pl. 105 fig. 23-26.
(V) *Non Rallus dispar* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, pl. 105 fig. 17-22, 27-30.
Psittacus Lartetianus Milne-Edwards, 1872, *nomen nudum* : 102.
Pars Rallus dispar Milne-Edwards. — LYDEKKER, 1891 : 144.
Pars Rallus ? dispar Milne-Edwards. — PARIS, 1912 : 295.
Pars Pararallus dispar (Milne-Edwards). — LAMBRECHT, 1933 : 466.
Pars Pararallus dispar (Milne-Edwards). — BRODKORB, 1967 : 120. — (V) CRACRAFT, 1973 : 33, fig. 15 A-B. — OLSON, 1977a : 347.
(V) *Non Pararallus dispar* (Milne-Edwards). — CRACRAFT, 1973 : fig. 15 C-F, 16.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — « Humérus avec dépression brachiale peu profonde. Proéminence ectépicondylienne très peu développée. Entépicondyle fortement projeté anconalement mais pas distalement. Gouttière tricipitale externe profonde. Condyle externe un peu allongé dans le sens ancono-palmaire. Fosse olécrâne profonde. Attache du pronator brevis vraiment peu développée ou absente » (CRACRAFT, 1973 : 31 ; traduit de l'américain).

HOLOTYPE. — Moitié distale d'humérus gauche MNHN SA 1201 figurée *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71 : pl. 105 fig. 23-26 et *in* CRACRAFT, 1973 : fig. 15 A-B, désigné par CRACRAFT (1973).

LOCUS TYPICUS. — Sansan (Gers, France).

STRATUM TYPICUM. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

MATÉRIEL. — Holotype ; coracoïde droit complet MNHN SA 14106 ; moitiés proximales de coracoïdes gauches MNHN SA 14107-14108 ; humérus entiers gauches MNHN SA 1216, 14105 et droits MNHN SA 1274, 1492, 14104 ; extrémités distales d'humérus gauches MNHN SA 1490, 10282 ; ulnas gauches complètes MNHN SA 1464, 14102 ; moitié proximale d'ulna gauche MNHN SA 14103 ; moitiés distales d'ulna gauche MNHN SA 1312, 1314 ; moitié distale de radius droit MNHN SA 10230 ; extrémité distale de tibiotarse gauche MNHN SA 1606 ; moitié proximale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1669 et droits MNHN SA 1668, 14101.

DIMENSIONS. — Tableau 5.

DESCRIPTION. — Les Psittacinae représentent actuellement l'un des plus importants groupes d'oiseaux, comprenant plus de 250 espèces réparties en 61 genres. Ces oiseaux étant de plus totalement absents d'Europe naturellement, il est difficile de pouvoir réunir une collection de comparaison exhaustive et de pouvoir ainsi réaliser une description adéquate de l'espèce fossile et définir ses affinités génériques.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 5. — *Pararallus dispar*, dimensions des os longs, en mm.
TABLE 5. — Pararallus dispar, *mensuration of long bones, in mm.*

	Extrêmes	Moy.	n	Var.
Coracoïde				
Largeur partielle	-	19,7	1	-
Largeur diaphyse	2,06-2,10	2,1	2	0,03
Humérus				
Longueur totale	23,68-32,34	27,2	5	3,15
Largeur proximale	9,30-9,72	9,5	3	0,22
Largeur diaphyse	2,66-3,44	3,0	8	0,27
Diamètre diaphyse	1,98-2,62	2,4	7	0,21
Largeur distale	5,50-6,98	5,9	8	0,47
Ulna				
Longueur totale	29,6-32,00*	30,8	2	1,72
Largeur proximale	4,32-4,68	4,5	3	0,19
Diamètre proximal	3,30-3,38	3,3	2	0,06
Diagonale proximale	4,86-5,04	4,9	2	0,13
Largeur diaphyse	2,16-2,66	2,3	4	0,22
Diagonale distale	3,94-4,58	4,2	4	0,28
Radius				
Largeur diaphyse	-	1,7	1	-
Largeur distale	-	4,9*	1	-
Tibiotarse				
Largeur diaphyse	-	1,5	1	-
Diamètre diaphyse	-	1,6	1	-
Largeur distale	-	3,9	1	-
Tarsométatarse				
Largeur proximale	3,76-4,22	4,0	2	0,32
Largeur diaphyse	1,98-2,10	2,0	3	0,06

(*) = mesures estimées.

Parmi les rares espèces actuelles avec lesquelles j'ai pu le comparer, *Pararallus dispar* présente une taille légèrement plus faible que celle de *Polytelis swainsonii* (Perruche de Barraband). Par rapport à cette espèce, le fossile de Sansan se distingue par les caractères suivants :

— Coracoïde : (1) tête beaucoup plus pointue ; (2) facette furculaire assez étroite et à bord distal assez développé au-dessus du canal triosséal ; (3) procoracoïde assez peu développé ; (4) angle interno-distal assez saillant au-dessus de la facette sternale ;

— Humérus (Fig. 20) : (1) tubérosité interne moins développée ; (2) ligne du *latissimus dorsi anterioris* plus fortement marquée ; (3) proéminence entépicondylienne un peu plus proche du condyle interne ; (4) axe du condyle externe un peu moins oblique ; (5) gouttière tricipitale externe très profonde mais à crêtes latérales moins saillantes distalement ;

— Ulna : (1) cotyle externe un peu moins saillant palmairement ; (2) tubérosité carpienne un peu moins développée et plus orientée anconalement ;

— Radius : pas de caractères distinctifs ;

Source : MNHN, Paris

— Tibiotarse (Fig. 21) : (1) gouttière du *peroneus profundus* moins marquée ; (2) gouttière tendineuse beaucoup plus superficielle ; (3) fosse intercondylienne antérieure profonde ;

— Tarsométatarse (Fig. 22) : cet os est malheureusement très mal conservé chez *P. dispar*, l'hypotarse et les trochlées digitales manquant ; on peut cependant observer les caractères suivants : (1) cotyle externe à bord antérieur très saillant au-dessus de la diaphyse et de forme globuleuse ; (2) proéminence ligamentaire proximale très marquée et bordée d'une forte gouttière oblique ; (3) foramen proximal interne présent, les deux foramens étant bien ouverts sur la face postérieure ; (4) face postérieure de la diaphyse très plate, à gouttière métatarsienne marquée le long d'un bord externe en crête assez saillante.

REMARQUE. — Le matériel attribué à *Pararallus dispar* correspond à un nombre minimal de cinq individus.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *P. dispar* n'est connu qu'à Sansan pour le moment.

RAPPORT AVEC LES AUTRES PSITTACINAE FOSSILES. — Les Psittaciformes sont assez peu connus à l'état fossile. Les plus anciens représentants de ce groupe sont *Palaeopsittacus georgei* de l'Eocène d'Angleterre (HARRISON, 1982) et *Quercypsitta sudrei* et *Q. ivani* de l'Eocène de France (MOURER-CHAUVIRÉ, 1992a) ; en raison de leurs caractères morphologiques particuliers, ces trois espèces ont été regroupées dans la famille fossile des Quercypsittidae (MOURER-CHAUVIRÉ, 1992a).

Les Psittacidae fossiles les plus anciens sont *Archaeopsittacus verreauxi* du Miocène inférieur de Saint-Gérand-le-Puy (MILNE-EDWARDS, 1867-71) et *Conuropsis fratercula* du Miocène supérieur du Nebraska (WETMORE, 1926). *A. verreauxi* est réputé très proche du genre actuel *Psittacus* ; cette espèce est presque deux fois plus grande que *P. dispar* et s'en distingue notamment par un coracoïde à facette furculaire plus réduite et à procoracoïde assez développé et par un tarsométatarse à bord antérieur du cotyle beaucoup plus émoussé, à foramen proximal interne très peu développé et à gouttière métatarsienne postérieure beaucoup plus discrète. *C. fratercula* est décrit par un humérus presque complet d'une taille similaire à celui de *P. dispar* ; toutefois il semble présenter une inclinaison plus marquée du condyle externe et une proéminence entépicondylienne plus écartée du condyle interne que chez *P. dispar*.

Ordre STRIGIFORMES (Wagler, 1830)

Famille STRIGIDAE Vigors, 1825

Sous-famille STRIGINAE (Vigors, 1825)

Genre *ASIO* Brisson, 1769

Asio (?) *ignotus* (Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb.

Fig. 23

(V) *Strix* sp. ? Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 499, pl. 192, 76 fig. 1-2. — PARIS, 1912 : 287.
Strix ignota Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 580. — PARIS, 1912 : 287.
Strix ignota Paris. — LAMBRECHT, 1933 : 613.
Tyto ignota (Paris). — BRODKORB, 1971 : 230.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Espèce d'une taille similaire à l'actuel *Asio otus* ; tarsométatarse à aile de la trochlée du doigt II large et à gouttière médiane de la trochlée du doigt III profonde.

HOLOTYPE. — Fragment distal (trochlées des doigts II et III) de tarsométatarse gauche MNHN SA 1254 figuré *in* MILNE-EDWARDS, 1869-71, pl. 192 fig. 1-2.

Source : MNHN, Paris

Locus typicus. — Sansan (Gers, France).

Stratum typicum. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

Matériel. — Holotype seul.

Dimensions (en mm). — Trochlée du doigt II : largeur 6,1 ; épaisseur 5,3. Trochlée du doigt III : largeur 4,7 ; épaisseur 4,5.

Description. — Le hibou de Sansan a été comparé avec les espèces actuelles suivantes :

— Tytonidae : *Tyto alba* (Effraie des clochers) ;

— Strigidae : (1) Buboninae, *Otus scops* (Petit-duc scops), *O. asio* (Petit-duc maculé), *Bubo bubo* (Grand-duc d'Europe), *Athene noctua* (Chevêche d'Athéna) ; (2) Striginae, *Strix aluco* (Chouette hulotte), *Asio otus* (Hibou moyen-duc), *A. flammeus* (Hibou des marais).

Il est dommage que le seul reste fossile d'un hibou trouvé à Sansan pour le moment soit un fragment de tarsométatarse en aussi mauvais état de conservation (Fig. 23). Toutefois la configuration des trochlées digitales du tarsométatarse est assez caractéristique chez les Strigiformes pour permettre une assez bonne détermination.

En aucun cas, le fossile de Sansan ne peut appartenir à un Tytonidae tel qu'il a parfois été dit (Brodkorb, 1971). Chez les Tytonidae, la trochlée du doigt III est moins saillante distalement que celle du doigt II ; la gouttière médiane est absente de la partie antérieure de la trochlée du doigt II qui est nettement saillante sur la diaphyse (Rich & Bohaska, 1976). Ces caractères ne s'observent pas chez le fossile chez lequel la trochlée du doigt III est la plus saillante distalement et présente une gouttière médiane marquée, comme chez les Strigidae.

Parmi les Strigidae, le fossile ne peut être un Buboninae chez lequel les deux lèvres de la trochlée du doigt III sont à peu près de même hauteur alors que chez le fossile, de même que chez les Striginae, la lèvre interne de cette trochlée est plus saillante distalement que la lèvre externe (Ford, 1967). De plus, chez les Buboninae avec lesquels j'ai pu comparer le fossile, l'aile de la trochlée du doigt II présente un axe dirigé postérieurement alors que cet axe est beaucoup plus orienté distalement chez le fossile et chez les Striginae actuels observés.

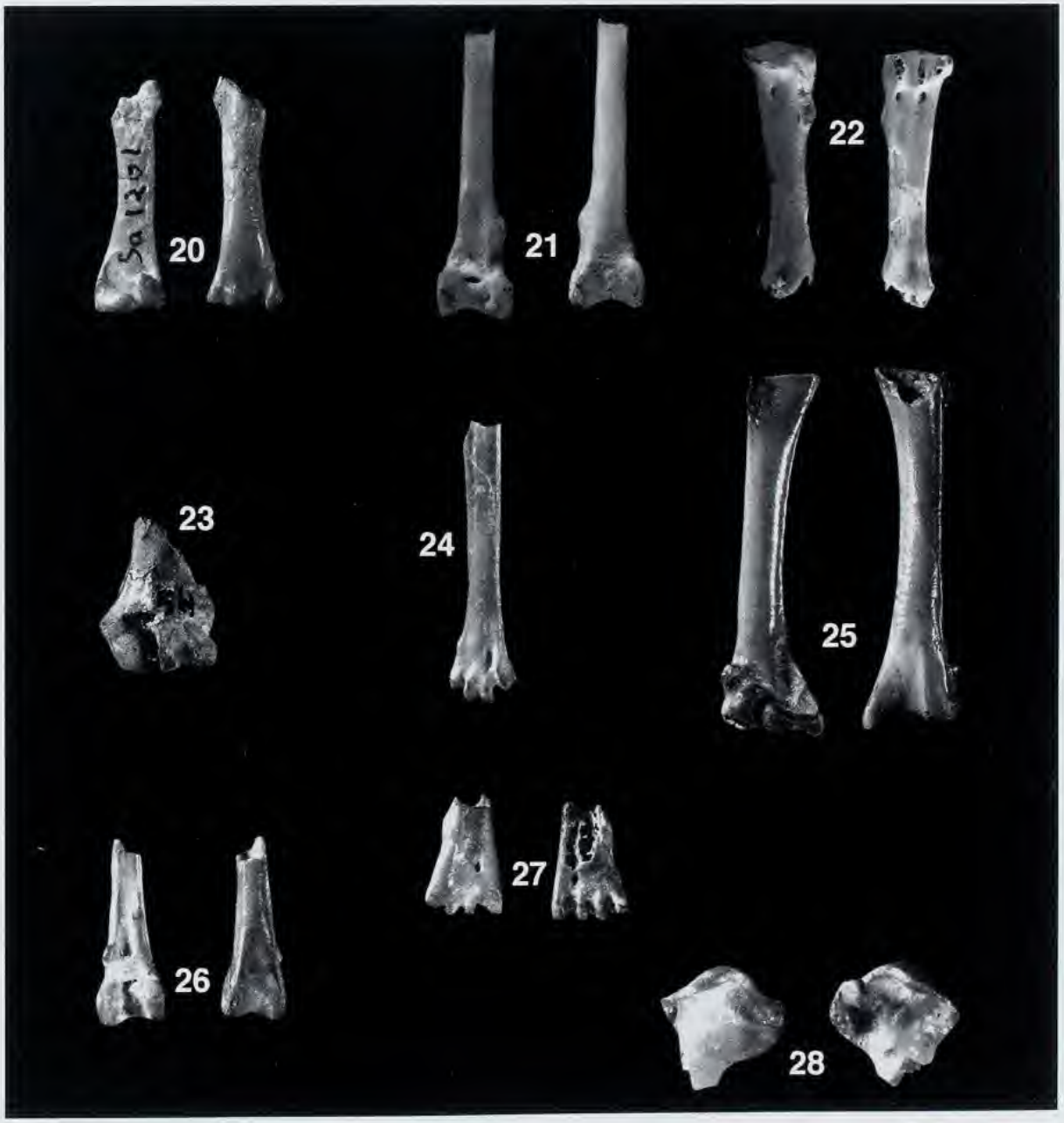
Parmi les Striginae, le hibou de Sansan ne peut être classé dans le genre actuel *Strix* ainsi qu'on l'a longtemps supposé (Milne-Edwards, 1869-71 ; Lambrecht, 1933). En effet, chez ce genre, la trochlée

---

Fig. 20-28. — **20-22** : *Pararallus dispar* (Milne-Edwards, 1869-71). **20** : holotype, moitié distale d'humérus gauche MNHN SA 1201 ; à gauche, vue palmaire ; à droite, vue anconale (x 2). **21** : moitié distale de tibiotarse gauche MNHN SA 1606 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2). **22** : tarsométatarse droit presque complet MNHN SA 1668 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 2). **23** : *Asio* (?) *ignotus* (Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb. Holotype, fragment distal de tarsométatarse gauche MNHN SA 1254 ; vue antérieure (x 2). **24-26** : *Necrornis palustris* Milne-Edwards, 1869-71. **24** : lectotype, moitié distale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1243 ; vue antérieure (x 3). **25** : paralectotype, moitié distale d'humérus droit MNHN SA 1241 ; à gauche, vue palmaire ; à droite, vue anconale (x 3). **26** : paralectotype, moitié distale de tibiotarse droit MNHN SA 1242 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 3). **27-28** : *Homalopus picoïdes* Milne-Edwards, 1869-71. **27** : lectotype, épiphyse distale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1240 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 3). **28** : épiphyse proximale d'humérus droit MNHN SA 1245 ; à gauche, vue palmaire ; à droite, vue anconale (x 3).

Figs 20-28. — ***20-22*** : Pararallus dispar *(Milne-Edwards, 1869-71). **20** : holotype, distal half of left humerus MNHN SA 1201 ; left, palmar view ; right, anconal view (x 2). **21** : distal half of left tibiotarsus MNHN SA 1606 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2). **22** : almost complete right tarsometatarsus MNHN SA 1668 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 2). **23** :* Asio *(?)* ignotus *(Milne-Edwards, 1869-71) nov. comb. Holotype, distal fragment of left tarsometatarsus MNHN SA 1254 ; anterior view (x 2). **24-26** :* Necrornis palustris *Milne-Edwards, 1869-71. **24** : lectotype, distal half of left tarsometatarsus MNHN SA 1243 ; anterior view (x 3). **25** : paralectotype, distal half of right humerus MNHN SA 1241 ; left, palmar view ; right, anconal view (x 3). **26** : paralectotype, distal half of right tibiotarsus MNHN SA 1242 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 3). **27-28** :* Homalopus picoïdes *Milne-Edwards, 1869-71. **27** : lectotype, distal epiphysis of left tarsometatarsus MNHN SA 1240 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 3). **28** : proximal epiphysis of right humerus MNHN SA 1245 ; left, palmar view ; right, anconal view (x 3).*

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

du doigt III présente en vue distale deux lèvres à peu près de même diamètre alors que chez le fossile la lèvre externe est bien plus épaisse que l'interne tel qu'on l'observe dans le genre actuel *Asio* (FORD, 1967). Sur la face antérieure de l'os, la limite proximale de la trochlée du doigt III est assez abrupte chez *Strix* alors qu'elle est beaucoup plus doucement liée à la diaphyse chez le fossile, de même que chez *Asio* (LANGER, 1980). Le bord de l'aile de la trochlée du doigt II est assez arrondi chez *Strix* et bien plus carré chez le fossile et chez le genre *Asio* ; cette aile présente également chez le fossile une fossette nettement limitée telle qu'on l'observe chez *Asio* alors que chez *Strix* il n'y a pratiquement pas de fossette.

Il semble donc que le hibou de Sansan doive être classé dans le genre *Asio* plutôt que dans le genre *Strix*. Toutefois le matériel fossile est des plus limités, si bien que cette attribution générique reste encore incertaine.

Par rapport aux espèces actuelles du genre *Asio* avec lesquelles il a été comparé, *A.* (?) *ignotus* se reconnaît par les caractères suivants : (1) aile de la trochlée du doigt II plus large ; (2) bord distal de l'aile de la trochlée du doigt II plus « horizontale« ; (3) gouttière médiane de la trochlée du doigt III plus profondément marquée dans la partie antéroproximale.

REMARQUES. — Contrairement à ce qui a été écrit (LAMBRECHT, 1933 ; BRODKORB, 1971), l'espèce de Sansan a bien été nommée par MILNE-EDWARDS (1869-71) et non par PARIS (1912) ; il n'est pas plus acceptable d'affirmer que l'appellation *Strix ignota* « n'apparaît nulle part dans le traité de Milne-Edwards » (MLIKOVSKY, 1998). L'ouvrage de MILNE-EDWARDS est paru en fascicules répartis sur plusieurs années. Après une description sans nommer l'espèce (1969-71 : vol. 2, p. 499), MILNE-EDWARDS utilise le nom d'espèce « *ignota* » dans la liste des oiseaux fossiles de Sansan (ibid., p. 580), en faisant clairement référence à la page 499 ; il ne fait aucun doute qu'après une première publication sans nommer l'espèce, MILNE-EDWARDS ait changé d'avis lors de la publication du dernier fascicule, ainsi qu'il est arrivé d'ailleurs à plusieurs autres espèces fossiles nommées *a posteriori* dans les listes en fin de l'ouvrage. Le nom d'espèce a été ensuite tout à fait logiquement repris par PARIS dans son catalogue des oiseaux fossiles (1912) ; il est donc parfaitement adéquat d'attribuer le nom d'espèce à MILNE-EDWARDS.

Le nom de genre *Asio* étant masculin, il me semble préférable de privilégier l'orthographe « *ignotus* » plutôt que de conserver l'orthographe initiale « *ignota* ».

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — *Asio* (?) *ignotus* n'est décrit qu'à Sansan pour le moment.

RAPPORT AVEC LES AUTRES ASIO FOSSILES. — Si le Strigidae fossile de Sansan appartient bien au genre actuel *Asio*, ce serait la plus ancienne espèce du genre actuellement connue. En effet, la plus ancienne référence au genre *Asio* était l'espèce *Otus henrici* décrite dans les gisements éocènes et oligocènes des Phosphorites du Quercy en France (MILNE-EDWARDS, 1892) et transférée ensuite dans le genre *Asio* (GAILLARD, 1908) ; récemment, l'espèce a été reclassée parmi les Tytonidae dans le nouveau genre *Selenornis* (MOURER-CHAUVIRÉ, 1987).

Les autres espèces fossiles du genre, *Asio pygmaeus* du Pliocène inférieur d'Odessa (SEREBROVSKY, 1941) et *A. brevipes* du Pliocène supérieur d'Idaho (FORD & MURRAY, 1967), sont décrites sur des restes très fragmentaires d'une taille nettement inférieure à celle de l'actuel *A. flammeus* ; ce sont donc des espèces plus petites que *A.* (?) *ignotus*.

Tous les autres restes fossiles attribués au genre *Asio* sont référés à des espèces actuelles (cf. liste *in* BRODKORB, 1971).

Source : MNHN, Paris

Ordre COLIIFORMES (Murie, 1872)

Famille COLIIDAE (Swainson, 1837)

Genre *NECRORNIS* Milne-Edwards, 1869-71

Pars Homalopus Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 385.
Necrornis Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 388. — Paris, 1912 : 285. — Lambrecht, 1933 : 606. — Brodkorb, 1971 : 245. — Rich & Haarhoff, 1985 : 33.
Pars Colius Vieillot : Ballmann, 1969 : 193.

Diagnose. — La même que pour l'espèce, le genre étant monospécifique pour le moment.

Necrornis palustris Milne-Edwards, 1869-71

Fig. 24-26

(V) *Pars Homalopus picoïdes* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 385, pl. 178 fig. 26-31.
(V) *Necrornis palustris* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 388, pl. 178 fig. 6-14. — Paris, 1912 : 285. — Lambrecht, 1933 : 606. — Brodkorb, 1971 : 245. — Rich & Haarhoff, 1985 : 33.
(V) *Colius* cf. *palustris* (Milne-Edwards). — Ballmann, 1969 : 194, pl. 14 fig. 1-6.

Diagnose émendée. — Humérus à diaphyse rectiligne, à entépicondyle très projeté distalement, à proéminence ectépicondylienne large et saillante et à dépression en croissant marquée au-dessus du condyle externe ; tibiotarse à bords latéraux de la gouttière tendineuse très saillants, à condyle interne large et à gouttière du *peroneus profundus* très marquée sur la face externe de l'os ; tarsométatarse à gouttière de l'extenseur externe longue et profonde, à facette métatarsienne saillante mais écartée de la trochlée du doigt II, à aile de la trochlée du doigt IV saillante.

Lectotype. — Moitié distale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1243 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71, pl. 178 fig. 6-10.

Paralectotypes. — Moitié distale d'humérus droit MNHN SA 1241 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71, pl. 178 fig. 26-31 (décrit par Milne-Edwards comme *Homalopus picoïdes*) ; extrémité distale de tibiotarse droit MNHN SA 1242 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 178 fig. 11-14 (étiquetée par erreur comme étant le tibiotarse décrit par Milne-Edwards sous l'appellation *Homalopus picoïdes*).

Locus typicus. — Sansan (Gers, France).

Stratum typicum. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

Matériel. — Lectotype ; paralectotypes ; épiphyse distale de tarsométatarse droit MNHN SA 1244.

Dimensions (en mm). — Humérus : largeur minimale de la diaphyse 2,2 ; épaisseur minimale de la diaphyse 2,0 ; largeur distale 5,2. Tibiotarse : largeur distale 3,5. Tarsométatarse : largeur minimale de la diaphyse 1,7 ; largeur distale 3,3-3,5 ; diagonale distale 2,5-2,7.

Description. — *Necrornis palustris* a été comparé avec les espèces actuelles suivantes : *Colius striatus* (coliou rayé) et *Urocolius macrourus* (coliou huppé). Il est à noter que pendant longtemps les six

Source : MNHN, Paris

espèces actuelles de colious ont été classées dans le seul genre *Colius* mais diverses études récentes ont montré que les espèces *indicus* et *macrourus* doivent être distinguées dans le genre *Urocolius* (Pocock, 1966 ; Rich & Haarhoff, 1985 ; Haarhoff, 1993).

N. palustris a également été comparé avec les espèces fossiles suivantes : *Primocolius sigei* et *P. minor* de l'Eocène supérieur des Phosphorites du Quercy (Mourer-Chauviré, 1988) et *Limnatornis paludicola* du Miocène inférieur de Saint-Gérand-le-Puy (Milne-Edwards, 1869-71).

N. palustris a une taille plus proche de l'espèce actuelle *Urocolius macrourus*, donc est un peu plus petit que *C. striatus* et plus grand que les espèces du genre fossile *Primocolius*. Il est d'ailleurs à noter que dans l'ensemble les caractères ostéologiques de *N. palustris* rapprochent également davantage cette espèce du genre actuel *Urocolius*.

L'humérus de *N. palustris* se distingue immédiatement du genre fossile *Primocolius* par une diaphyse rectiligne comme chez les espèces actuelles (Fig. 25) alors que chez *Primocolius* la diaphyse présente une forte courbure interne (Mourer-Chauviré, 1988). L'épiphyse distale se caractérise par une forte dépression en forme de croissant au-dessus du condyle externe (Fig. 25 gauche), que l'on observe également chez *Primocolius* alors que chez les colious actuels cette dépression est plus discrète. La proéminence ectépicondylienne est large comme chez *Colius*, mais saillante et nettement séparée du condyle externe comme chez *Urocolius* ; elle présente une nette facette d'insertion musculaire ainsi qu'on l'observe chez *Colius*. L'entépicondyle est très projeté distalement comme chez *Urocolius*.

Le tibiotarse n'est pas connu dans le genre fossile *Primocolius*. Celui de *N. palustris* se caractérise par une gouttière tendineuse profonde, limitée par des bords latéraux plus saillants que chez les espèces actuelles, notamment le bord interne qui présente un tubercule très marqué (Fig. 26). Le pont sus-tendineux est haut et à orifice distal très étroit comme chez *Urocolius*. Le condyle interne est plus large que chez les genres actuels. En vue externe, la gouttière du *peroneus profundus* est très profonde comme chez *Colius*, mais les bords saillants limitant cette gouttière ne tendent pas à se refermer en canal comme chez ce genre ; cette gouttière se poursuit en fosse profondément creusée sur la face externe du condyle, de même que chez *Colius* alors que chez *Urocolius* la fosse est nettement moins profonde.

Le tarsométatarse de *N. palustris* se distingue de celui du genre fossile *Primocolius* par une crête médiane de la face antérieure de la diaphyse proche du bord externe de l'os (Fig. 24), comme chez les genres actuels, alors que chez *Primocolius* cette crête est beaucoup plus centrale (Mourer-Chauviré, 1988). Au-dessus de l'épiphyse distale, la face postérieure de la diaphyse est assez plate comme chez *Urocolius* alors que chez *Colius* la diaphyse est plus concave avec des bords latéraux en saillie (Rich & Haarhoff, 1985). Au-dessus du foramen distal, la gouttière de l'extenseur externe est longue et profonde comme chez *Primocolius* alors qu'elle est plus superficielle chez les genres actuels. La facette métatarsienne, très saillante comme chez *Urocolius*, est toutefois beaucoup plus écartée de la trochlée du doigt II ainsi qu'on l'observe chez *Colius*. L'aile de la trochlée du doigt II est bien saillante postérieurement de même que chez *Colius*. La trochlée du doigt III est large comme chez les genres actuels alors qu'elle est beaucoup plus petite chez *Primocolius* (Mourer-Chauviré, 1988). En vue antérieure, la trochlée du doigt IV ressemble plus à celle que l'on observe chez *Colius* avec une lèvre interne très saillante entre le foramen distal et la rainure médiane de la trochlée, surtout distalement ; en vue distale, cette trochlée présente une rainure médiane superficielle comme chez *Urocolius* mais l'aile postérieure est bien plus saillante que chez les genres actuels sans l'être autant toutefois que chez *Primocolius*.

Remarques. — Aucun holotype n'étant désigné par Milne-Edwards, je désigne comme lectotype la moitié distale de tarsométatarse MNHN SA 1243 ; l'autre pièce figurée par Milne-Edwards (1869-71) de même que l'humérus MNHN SA 1241 décrit sous l'appellation *Homalopus picoïdes* deviennent donc des paralectotypes.

Source : MNHN, Paris

Il est à noter que l'extrémité distale de tibiotarse MNHN SA 1242, étiquetée par erreur comme étant le tibiotarse de *H. picoïdes* figuré par MILNE-EDWARDS (1869-71 : pl. 178 fig. 21-25), est en réalité le tibiotarse de *N. palustris* (ibid., pl. 178 fig. 11-14). Je n'ai pas retrouvé le véritable tibiotarse de *H. picoïdes* mais d'après les figures ce tibiotarse semble plutôt appartenir à un passériforme.

RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — BALLMANN (1969a) a décrit, sous l'appellation provisoire *Colius* cf. *palustris*, des restes fragmentaires du gisement du Miocène moyen de La Grive-Saint-Alban, la nomenclature ouverte étant nécessitée par l'impossibilité de comparaison directe. Grâce à la mise en synonymie d'une partie du matériel de *Homalopus picoïdes*, les comparaisons effectuées entre les matériels des deux gisements me permettent d'affirmer que les spécimens de La Grive-Saint-Alban appartiennent bien à l'espèce *N. palustris* ; l'étude plus détaillée de ce matériel ainsi que du matériel inédit devrait d'ailleurs permettre d'affiner la description de *N. palustris* et de mieux préciser ses affinités avec les deux genres actuels.

RAPPORT AVEC LES AUTRES COLIIDAE FOSSILES. — Outre le genre *Necrornis*, il n'existe actuellement que deux autres genres fossiles, tous trois étant d'ailleurs décrits dans des gisements français.

Le genre *Primocolius* a été décrit dans divers gisements de l'Eocène supérieur des Phosphorites du Quercy avec les deux espèces *P. sigei* et *P. minor* (MOURER-CHAUVIRÉ, 1988). Ce genre se distingue bien d'avec *Necrornis* bien que ces deux genres présentent quelques caractères communs ainsi que je l'ai signalé précédemment (cf. ci-dessus).

Le second genre fossile est *Limnatornis*, créé pour les espèces du gisement agénien de Saint-Gérand-le-Puy (MILNE-EDWARDS, 1869-71) : *Limnatornis paludicola*, *Picus archiaci* et *Picus consobrina*. Ces trois espèces ont été par la suite transférées dans le genre actuel *Colius* (BALLMANN, 1969a) et l'espèce *consobrina* placée en synonymie avec l'espèce *paludicola* (BRODKORB, 1971). Seule une révision complète du matériel-type de Saint-Gérand-le-Puy, complété par le matériel inédit, permettront de préciser la position systématique de ces espèces ; toutefois une première comparaison du matériel de l'espèce *paludicola* avec *Necrornis palustris* me permet de préciser que cette espèce semble également appartenir au genre *Necrornis* et serait peut-être à placer en synonymie avec *N. palustris*. Le genre *Limnatornis* ne serait donc qu'un synonyme du genre *Necrornis*.

Les autres espèces fossiles de colious ont été placées dans les genres actuels : *Colius hendeyi* du Pliocène inférieur d'Afrique du Sud (RICH & HAARHOFF, 1985) ; *Colius* cf. *C. striatus* et *Urocolius* sp. du Pliocène terminal de Tanzanie (HAARHOFF, 1993).

Ordre PASSERIFORMES (L., 1758)

Le matériel de Sansan comprend plusieurs centaines d'os attribuables à des passereaux dont certaines pièces ont été figurées par MILNE-EDWARDS (1869-71, pl. 153-155) ; selon cet auteur, ces pièces fossiles appartiendraient à 13 espèces différentes. En première approximation, l'ensemble du matériel doit en tout cas correspondre à un nombre estimé au minimum à 120 individus !

Les Passeriformes représentent le groupe d'oiseaux le plus important actuellement : plus de 5000 espèces regroupées en presque 60 familles, présentes dans tous les milieux et sur tous les continents. Du fait de l'ampleur de ce groupe, aucune étude ostéologique exhaustive n'a pour le moment été conduite pour cet ordre d'oiseaux ; de plus il est quasi impossible de pouvoir établir une collection de comparaison complète. On comprendra que dans ces conditions il est pratiquement impossible de pouvoir faire une étude fructueuse de restes fossiles de Passeriformes, sauf cas particulier.

Source : MNHN, Paris

Sous-ordre EURYLAIMI (Seebohm, 1890)

Famille DENDROCOLAPTIDAE (Gray, 1840)

Genre *HOMALOPUS* Milne-Edwards, 1869-71

Homalopus Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 385. — Paris, 1912 : 285. — Lambrecht, 1933 : 631. — Brodkorb, 1971 : 249.

Diagnose. — La même que pour l'espèce, le genre étant monospécifique pour le moment.

Remarque. — Le genre *Homalopus* avait été rangé par Milne-Edwards parmi les Passereaux, bien qu'il « présente cependant certains rapports avec les Syndactyles et particulièrement avec les Calaos » (Milne-Edwards, 1869-71 : 385). Il fut ensuite classé parmi les Piciformes du fait de la présence de deux foramens, « bien qu'il rappelle fortement *Pyrrhocorax* » (Lambrecht, 1933 : 631) puis parmi les Bucerotidae (Brodkorb, 1971), probablement à cause de la mention de Milne-Edwards suggérant un rapport avec les calaos.

Homalopus picoïdes Milne-Edwards, 1869-71

Fig. 27-28

(V) *Pars Homalopus picoïdes* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 385, pl. 178 fig. 15-20.
(V) *Non Homalopus picoïdes* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, pl. 178 fig. 26-31.
Homalopus picoïdes Milne-Edwards. — Paris, 1912 : 285. — Lambrecht, 1933 : 631. — Brodkorb, 1971 : 250.

Diagnose émendée. — Espèce d'une taille un peu plus forte que l'actuel *Xiphorhynchus guttatus* (grimpar des cabosses) ; humérus à bord de la tubérosité interne épais et recourbé au-dessus de la gouttière capitale ; tarsométatarse à trochlée du doigt II globuleuse, à trochlée du doigt III à incision médiane large et profonde sur la face postérieure, à trochlée du doigt IV déjetée extérieurement.

Lectotype. — Extrémité distale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1240 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 178 fig. 15-20.

Locus typicus. — Sansan (Gers, France).

Stratum typicum. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

Matériel. — Lectotype ; extrémité proximale d'humérus droit MNHN SA 1245 .

Dimensions (en mm). — Humérus : largeur proximale estimée 6,7. Tarsométatarse : largeur distale 4,0 ; diagonale distale 1,5.

Description. — Le tarsométatarse de *H. picoïdes* ne peut en aucun cas appartenir à un Bucerotidae compte-tenu de sa forme très particulière (Fig. 27). La trochlée du doigt III est marquée d'une très forte incision médiane de telle manière qu'elle présente une forme caractéristique en poulie, presque en deux trochlées séparées (Fig. 27) ; comme indiqué précédemment (Olson, 1985a), cette disposition est caractéristique des oiseaux qui « rampent » sur les troncs d'arbres tels les Sittidae ou les Phoeniculidae (selon Olson, « *Homalopus* semble présenter quelques similitudes » avec ces derniers : 1985 : 137). J'ai donc comparé *H. picoïdes* avec les espèces actuelles suivantes qui présentent le même type d'adaptation :

— Coraciiformes. – Phoeniculidae : *Phoeniculus purpureus* USNM 558552 (Irrisor moqueur)

— Passeriformes. – (1) Dendrocolaptidae : *Dendrocincla fuliginosa* USNM 344224, 562223 (Grimpar enfumé), *Xiphorhynchus guttatus* USNM 492323, 562573 (Grimpar des cabosses) ; (2) Certhiidae : *Certhia familiaris* (Grimpereau des bois), *C. brachydactyla* (Grimpereau des jardins) ; (3) Sittidae : *Sitta europaea* (Sittelle torchepot), *Tichodroma muraria* (Tichodrome échelette).

Le tarsométatarse de *H. picoïdes* présente une face antérieure très aplatie (Fig. 27). Les trochlées digitales sont de petite taille, disposées à peu près à même hauteur et séparées par des échancrures

Source : MNHN, Paris

intertrochléennes larges et peu profondes ; l'incisure médiane de la trochlée du doigt III est aussi développée que l'échancrure intertrochléenne interne. La diaphyse est approximativement de même largeur que l'épiphyse et va en s'amincissant progressivement dans la partie conservée la plus proximale. En vue postérieure, la face de l'os est également très plate de telle manière que les trochlées forment de fortes saillies parallèles entre elles (Fig. 27 droite). L'échancrure intertrochléenne externe est très large.

Cette disposition est très différente de celle de *Phoeniculus* chez lequel la trochlée du doigt II est globuleuse et séparée du reste de l'os par une échancrure intertrochléenne très large et profondément incisée et par le bord de la diaphyse profondément creusé ; la trochlée du doigt IV est très fine et terminée nettement plus haut que la trochlée du doigt III. En vue postérieure, les saillies trochléennes sont moins prononcées et la trochlée du doigt IV est beaucoup plus fine que chez *Homalopus*.

Outre sa taille beaucoup plus grande, le tarsométatarse de *H. picoïdes* est également très différent de ceux de *Certhia*, *Sitta* et *Tichodroma* chez lesquels la trochlée du doigt II est plus fine (un peu moins chez *Tichodroma*) et toujours écartée de la diaphyse par une échancrure intertrochléenne large. L'échancrure intertochléenne externe est très profonde et les deux échancrures sont beaucoup plus prononcées que l'incisure médiane de la trochlée du doigt III. Cette trochlée est également très saillante antérieurement chez ces genres. En vue postérieure, les trochlées digitales sont bien moins saillantes chez les genres actuels que chez *Homalopus* et l'échancrure intertochléenne externe est très fine.

Par contre, le fossile présente une très forte ressemblance avec les tarsométatarses de *Dendrocincla* et *Xiphorhynchus* ; il ne fait donc pas de doute que *H. picoïdes* doive être classé parmi les Dendrocolaptidae. Globalement le tarsométatarse fossile ressemble un peu plus à celui de *Xiphorhynchus*. Par rapport à ce genre, le tarsométatarse se distingue par les caractères suivants : (1) échancrures intertrochléennes beaucoup moins profondes ; (2) trochlée du doigt II plus globuleuse, à gouttière médiane assez peu marquée et à aile postérieure un peu plus mince ; (3) trochlée du doigt III à incision médiane large et peu profonde antérieurement, un peu comme chez *Dendrocincla*, mais très profondément creusée dans la face postérieure ; (4) trochlée du doigt IV plus déjetée du côté externe du fait de l'échancrure intertrochléenne externe très large, cette trochlée présentant une sorte de méplat à sa jonction avec la diaphyse ; (5) foramen distal plus proche des trochlées sur la face postérieure.

Parmi le matériel classé dans l'espèce *Necrornis palustris*, j'ai trouvé un fragment proximal d'humérus qui semble également appartenir à un Dendrocolaptidae (Fig. 28). Ce fragment est très proche des humérus des genres actuels par la forme générale de la tête et surtout par la gouttière capitale très large entre la tête et la tubérosité interne. Cette tubérosité forme une sorte de crête saillant au-dessus de la gouttière capitale comme chez les genres actuels et qui présente une facette triangulaire surplombant la fosse pneumatique comme chez *Dendrocincla* ; cependant le bord de cette crête est épais et montre un recourbement marqué au-dessus de la gouttière capitale (Fig. 28 droite) alors que chez les genres actuels ce bord est mince et droit.

Remarques. — Parmi le matériel figuré par Milne-Edwards, je n'ai pas retrouvé le tibiotarse (1869-71 : pl. 178 fig. 21-25) ; cet os semble effectivement appartenir à un Passeriforme mais je ne peux dire s'il pourrait s'agir d'un Dendrocolaptidae.

L'humérus figuré par Milne-Edwards (1867-71 : pl. 178 fig. 26-31) a été transféré dans l'espèce *Necrornis palustris* (cf. précédemment, pour cette espèce, « Paralectotypes »).

Parmi le très abondant matériel fossile de Passeriformes présent à Sansan, il existe certainement d'autres pièces osseuses appartenant à *H. picoïdes* ; malheureusement chez les Dendrocolaptidae les autres os ne présentent pas de caractéristiques aussi marquées que le tarsométatarse et ne peuvent être facilement reconnus des os d'autres Passeriformes.

Répartitions stratigraphique et géographique. — *H. picoïdes* n'est connu pour le moment qu'à Sansan.

Rapport avec les autres Dendrocolaptidae fossiles. — A ma connaissance, *H. picoïdes* est la seule espèce fossile de Dendrocolaptidae actuellement connue.

Source : MNHN, Paris

Sous-ordre PASSERES L., 1766

Famille CORVIDAE Vigors, 1825

Genre *MIOCORVUS* Lambrecht, 1933

Pars Corvus sensu Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 381.
Pars Corvus L. — Paris, 1912 : 284.
Pars Corvus L. — Brodkorb, 1978 : 158.
Miocorax Lambrecht, 1933 : 636 (préoccupé).
Miocorvus Lambrecht, 1933 : 1024. — Brodkorb, 1952 : 175.

Diagnose. — La même que pour l'espèce, le genre étant monospécifique pour le moment.

Miocorvus larteti (Milne-Edwards, 1869-71)

Fig. 29-34

(V) *Corvus larteti* Milne-Edwards, 1869-71 : vol. 2, p. 381, pl. 151, 152, 153 fig. 21. — Paris, 1912 : 284. — Brodkorb, 1978 : 158.
Miocorax Larteti (Milne-Edwards) : Lambrecht, 1933 : 636.
Miocorvus Larteti (Milne-Edwards) : Lambrecht, 1933 : 1024.

Diagnose émendée. — Espèce d'une taille légèrement plus faible que l'actuel *Garrulus glandarius* (Geai des chênes) ; coracoïde à diaphyse distale relativement peu élargie et à bord proximal de la facette sternale relativement peu saillant au-dessus de l'angle interno-distal ; humérus à tubérosité interne peu marquée, à gouttière capitale fortement creusée dans le bord de la tête et à processus ectépicondylien discret ; ulna à cotyle interne ovale, à attache tricipitale marquée, à tubérosité carpienne pointue et à dépression radiale profonde ; métacarpe à gouttière longue et étroite entre la tubérosité carpienne et la trochlée carpienne (en vue externe), à fossette profonde en dessous du *processus pisiformis* et large facette creuse entre la symphyse métacarpienne distale et la facette du doigt III ; tibiotarse à gouttière tendineuse très médiane, à fosse intercondylienne antérieure très profondément creusée distalement et à face intercondylienne postérieure large dans son extrémité proximale ; tarsométatarse à bord saillant le long des foramens proximaux, à cotyle externe très creusé, à face postérieure de la trochlée du doigt II très fine, presque réduite à une crête et à trochlée du doigt III relativement peu puissante par rapport aux autres trochlées digitales.

Lectotype. — Tarsométatarse droit presque complet (épiphyse proximale abîmée depuis sa figuration) MNHN SA 1248 figuré *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 152 fig. 1-9.

Paralectotypes. — Moitié proximale de coracoïde gauche MNHN SA 1607 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 152 fig. 20-21 ; extrémité distale de coracoïde gauche MNHN SA 1608 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 152 fig. 20-21 ; humérus gauche presque complet (brisé en deux fragments depuis sa figuration) MNHN SA 1246 figuré *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 152 fig. 22-24 ; métacarpe droit presque entier MNHN SA 1615 figuré *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 152 fig. 27-28 ; extrémité proximale de fémur gauche MNHN SA 1604 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 152 fig. 16-18 ; épiphyse distale de fémur droit MNHN SA 1605 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 152 fig. 16, 17, 19 ; moitié proximale de tibiotarse droit MNHN SA 1255 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 152 fig. 13,14 ; moitié distale de tibiotarse gauche MNHN SA 1247 figurée *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 152 fig. 10-12, 15 ; métatarsien I droit MNHN SA 1541 figuré *in* Milne-Edwards, 1869-71 : pl. 153 fig. 21.

Locus typicus. — Sansan (Gers, France).

Stratum typicum. — Miocène, Astaracien, zone MN 6.

Source : MNHN, Paris

MATÉRIEL. — Lectotype ; paralectotypes ; coracoïdes entiers gauche MNHN SA 10278 et droit MNHN SA 1412 ; fragments proximaux de coracoïdes gauches MNHN SA 1459, 1670, 10247, 10298, 14072-14073, 14075-14076 et droits MNHN SA 14071, 14074 ; fragments distaux de coracoïdes droits MNHN SA 1671, 10245, 14077 ; extrémités proximales de scapulas gauches MNHN SA 1665, 1667 et droites MNHN SA 1663-1664, 1666 ; fragments distaux d'humérus gauches MNHN SA 1316, 10666, 14094, 14097 et droits MNHN SA 1317, 10227, 10296, 14095-14096, 14098-14100 ; fragments proximaux d'ulnas gauches MNHN SA 1219, 1309, 1403, 1468, 1652, 1659-1661 et droites MNHN SA 1266, 1648, 1653, 1655-1656, 1658, 1662, 10291 ; fragments distaux d'ulnas gauches MNHN SA 1389, 1419, 1647, 1649-1651, 1657, 14093 et droites MNHN SA 1294, 1315, 1420, 1469, 1654, 14091-14092 ; métacarpes entiers gauche MNHN SA 14078 et droits MNHN SA 1291, 1400 ; fragments proximaux de métacarpes gauches MNHN SA 1305, 1332-1333, 1630-1631, 1635, 10231, 14081-14082 et droits MNHN SA 1277, 1286-1287, 1301, 1331, 1609, 1632, 1636-1637, 10668, 14079-14080 ; moitiés distales de métacarpes gauches MNHN SA 1424, 1633-1634, 1638, 1640, 1643, 14084-14088 et droits MNHN SA 1639, 1641-1642, 10260, 14083, 14089-14090 ; phalanges I de l'aile gauches MNHN SA 1611, 1644 et droite MNHN SA 1610 ; fragment proximal de fémur gauche MNHN SA 1612 ; fragments distaux de fémurs droits MNHN SA 1613-1614 ; fragments proximaux de tibiotarses gauche MNHN SA 1437 et droits MNHN SA 1433-1434, 14065 ; fragments distaux de tibiotarses gauches MNHN SA 1439-1441, 1444, 1446-1447, 1449, 1452-1453, 1455, 1458, 1497, 1646, 10237, 10246, 10289, 10297 et droits MNHN SA 1313, 1330, 1435-1436, 1442-1443, 1445, 1448, 1450-1451, 1454, 1494, 10672, 14066-14070 ; fragments proximaux de tarsométatarses gauches MNHN SA 1278, 1289, 1323, 1616, 1621, 14057 et droits MNHN SA 1256, 1267, 1491, 1617, 1619, 10288 ; fragments distaux de tarsométatarses gauches MNHN SA 1258, 1275, 1283, 1295, 1322, 1325-1326, 1329, 1392, 1431, 1624-1626, 10251, 10254, 10280, 14058-14059, 14064 et droits MNHN SA 1257, 1302, 1311, 1321, 1324, 1327-1328, 1618, 1620, 1622-1623, 1627-1628, 10235, 10239, 10263, 14060-14063.

DIMENSIONS. — Tableau 6.

DESCRIPTION. — J'ai pu comparer *Miocorvus larteti* avec les espèces actuelles suivantes : *Garrulus glandarius* (Geai des chênes), *Cyanopica cyana* (Pie bleue), *Pica pica* (Pie bavarde), *Pyrrhocorax graculus* (Chocard à bec jaune), *Corvus monedula* (Choucas des tours), *C. frugilegus* (Corbeau freux), *C. corone* (Corneille noire) et *C. corax* (Grand corbeau).

Ainsi que l'indiquait déjà MILNE-EDWARDS (1869-71), *Miocorvus larteti* se rapproche plus, par sa petite taille et par certains caractères, de l'espèce actuelle *Garrulus glandarius* (Geai des chênes). Toutefois l'espèce fossile se distingue de *G. glandarius* ainsi que d'autres espèces actuelles par nombre de caractères osseux ; il me paraît donc préférable de classer cette espèce dans un genre propre bien que je n'ai pu comparer le matériel fossile de Sansan avec tous les nombreux genres actuels de Corvidae. Sur un unique critère d'ancienneté, LAMBRECHT (1933) avait créé pour cette espèce le genre fossile *Miocorax* (déjà utilisé pour une espèce de cormoran du gisement de Saint-Gérand-le-Puy) émendé ensuite en *Miocorvus* ; il me semble donc naturel de réutiliser cette appellation pour l'espèce de Sansan.

Le coracoïde de *M. larteti* se distingue de celui des espèces actuelles par une combinaison de caractères spécifiques. La facette sternale est assez plate alors qu'elle est plus ou moins creusée d'une petite facette distale chez les genres actuels de Corvidae. L'attache du *coraco-brachialis* est bien moins développée que chez les autres genres. Sur la face ventrale, la diaphyse s'élargit peu en s'approchant de l'extrémité distale, de même que chez *Garrulus* (alors qu'elle est bien plus évasée chez les autres genres), et le bord externe de cette face est peu saillant. La facette sternale présente un bord proximal fortement saillant vers l'angle interno-distal, de même que chez *Pica* et *Pyrrhocorax*.

La scapula se caractérise par un acromion assez court comme chez *Cyanopica* sans être aussi réduit toutefois que chez *Corvus*.

Sur l'épiphyse proximale de l'humérus (Fig. 29), la tubérosité interne est peu marquée et à bord distal assez arrondi comme chez *Garrulus*. La gouttière capitale est large et creuse le bord distal de la tête, un peu comme chez *Corvus*, de telle manière qu'elle délimite une tubérosité médiane très marquée juste en dessous de la tête, ce qu'on observe à un moindre degré chez *Garrulus*. La fosse pneumatique est très large comme chez *Pyrrhocorax*.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 6. — *Miocorvus larteti*, dimensions des os longs, en mm.
TABLE 6. — Miocorvus larteti, *mensuration of long bones, in mm.*

	Extrêmes	Moy.	n	Var.
Coracoïde				
Longueur partielle	27,7-28,6	28,2	2	0,61
Diagonale distale	5,60-6,00	5,8	3	0,20
Scapula				
Largeur craniale	6,16-7,14	6,5	4	0,44
Humérus				
Largeur proximale	-	10,8	1	-
Largeur diaphyse	3,50-3,64	3,6	2	0,10
Diamètre diaphyse	2,96-3,10	3,0	2	0,10
Largeur distale	8,70-10,30	9,5	13	0,52
Ulna				
Largeur proximale	5,00-6,64	6,0	15	0,47
Diamètre proximal	5,00-6,44	5,9	11	0,45
Diagonale proximale	3,84-5,20	4,7	11	0,37
Largeur diaphyse	2,46-3,00	2,8	10	0,17
Diagonale distale	3,84-5,56	5,1	15	0,40
Métacarpe				
Longueur totale	24,50-26,54	25,8	4	0,91
Largeur proximale	5,40-7,10	6,5	21	0,36
Largeur diaphyses	-	4,9	1	-
Largeur distale	4,70-6,78	5,8	19	0,53
Phalange alaire				
Longueur totale	11,26-11,58	11,4	2	0,23
Largeur proximale	3,38-3,40	3,4	2	0,01
Largeur distale	3,42-3,90	3,6	3	0,25
Fémur				
Largeur proximale	-	6,1	1	-
Diamètre proximal	-	3,3	1	-
Largeur distale	6,14-6,32	6,2	3	0,09
Diamètre distal	-	4,5	1	-
Tibiotarse				
Largeur proximale	4,62-5,60	5,0	4	0,40
Diagonale proximale	6,80-8,10	7,5	3	0,65
Largeur diaphyse	2,14-2,86	2,6	11	0,22
Diamètre diaphyse	1,78-2,38	2,1	12	0,16
Largeur distale	4,32-5,78	5,1	29	0,36
Tarsométatarse				
Largeur proximale	4,78-6,00	5,5	11	0,38
Largeur diaphyse	1,92-2,36	2,1	15	0,12
Largeur distale	3,58-4,36	4,1	8	0,25
Diagonale distale	2,22-2,96	2,6	8	0,25

Source : MNHN, Paris

Sur l'épiphyse distale de l'humérus, l'attache du ligament articulaire antérieur forme une facette plus oblique le long de l'épiphyse distale alors que chez les genres actuels cette attache est un peu plus perpendiculaire et n'atteint généralement pas le bord distal de l'os. La face distale du condyle interne présente une petite fossette nettement creusée comme chez *Cyanopica*. Le processus ectépicondylien forme une pointe discrète comme chez *Cyanopica* et *Pica*.

Pour l'ulna, le cotyle interne est ovale alors qu'il est plus arrondi chez les genres actuels. Le bord palmaire du cotyle externe est assez saillant et descend nettement plus bas sur la diaphyse que le bord du cotyle interne, situation assez semblable à ce que l'on observe chez *Pica*, sans descendre autant toutefois que chez *Pyrrhocorax* et *Corvus*. La face palmaire de la diaphyse est marquée par une ligne médiane formant une petite crête saillante comme chez *Pica*. En vue anconale, l'olécrâne montre un sillon très marqué le long du bord interne comme chez *Corvus*. Enfin, l'attache tricipitale est très marquée chez le fossile alors qu'elle est bien plus discrète chez les genres actuels.

Sur la diaphyse, les papilles des secondaires sont relativement peu saillantes.

L'épiphyse distale de l'ulna se distingue par une tubérosité carpienne assez pointue (plus arrondie chez les autres genres) et par une dépression radiale profonde.

En vue externe, l'épiphyse proximale du métacarpe (Fig. 30 gauche) se caractérise par une longue gouttière assez étroite entre la tubérosité carpienne et la trochlée carpienne alors que cette gouttière est beaucoup plus courte et plus évasée chez les genres actuels. La trochlée carpienne externe est haute et étroite, ressemblant ainsi un peu plus à celle de *Pica*. En vue palmaire, on observe entre la symphyse métacarpienne proximale et la tubérosité carpienne un espace ouvert long et étroit, de même que chez *Pica*, alors qu'il est très petit chez *Garrulus* et *Cyanopica* et très large chez *Pyrrhocorax* et *Corvus*. En vue interne, la trochlée carpienne est creusée d'une très profonde fossette juste en dessous du processus pisiforme (Fig. 30 droite) ; cette fossette est généralement moins profonde chez les autres genres et elle est également plus écartée du processus pisiforme.

En vue interne de l'épiphyse distale, l'espace entre la symphyse métacarpienne distale et la facette du doigt III est très profondément creusé d'une fossette sur toute la hauteur ; on observe également une telle fossette chez *Pyrrhocorax* mais elle n'occupe pas toute la hauteur de cet espace.

La première phalange alaire ne présente pas de caractères distinctifs.

Les fémurs de *M. larteti* sont malheureusement trop fragmentaires et trop mal conservés pour pouvoir utilement les comparer avec ceux des espèces actuelles. L'extrémité proximale semble se distinguer par une facette iliaque assez peu saillante sur la face postérieure de l'os comme chez *Cyanopica* et *Pica*. Pour l'épiphyse distale, le condyle externe en vue postérieure remonte légèrement plus bas que le bord de la fosse intercondylienne comme chez *Garrulus* et *Cyanopica* alors qu'ils sont presque au même niveau chez les autres genres. Le caractère le plus important semble le condyle fibulaire plus projeté postérieurement de telle manière qu'en vue distale il forme un angle droit avec le condyle externe, un peu comme chez *Cyanopica* et *Pica*, alors qu'ils forment un angle obtus chez les autres genres.

Pour le tibiotarse, l'épiphyse proximale (Fig. 31) ne présente pas de caractère distinctif. L'épiphyse distale (Fig. 32) se reconnaît surtout par la position assez médiane de la gouttière tendineuse et du pont sus-tendineux. Le bord interne de cette gouttière forme une saillie allongée et pointue comme chez *Pyrrhocorax* et *Corvus*. La fosse intercondylienne est très profondément creusée distalement de même que chez *Cyanopica* et *Pica* et elle présente une fine facette proximale comme chez *Cyanopica* (Fig. 32). En vue postérieure, les bords des condyles sont un peu moins saillants de part et d'autre de la face intercondylienne que chez les genres actuels ; ces bords sont très écartés proximalement de telle sorte que cette face intercondylienne est proximalement beaucoup plus large que chez les genres actuels (Fig. 32). En vue externe, la face du condyle externe présente une saillie peu marquée.

L'extrémité proximale du tarsométatarse de *M. larteti* ressemble beaucoup à celle de *Garrulus*. (Fig. 33). Chez les deux genres, le cotyle interne est très saillant antérieurement, la proéminence intercotylienne est en forme de triangle déjeté du côté externe de l'os en vue postérieure, la gouttière métatarsienne antérieure est assez creusée et la diaphyse présente sur le bord externe de la face postérieure

Source : MNHN, Paris

une crête saillante relativement écartée de l'hypotarse. Le tarsométatarse de *M. larteti* se distingue toutefois de celui de *Garrulus* par un bord saillant beaucoup moins développé le long des foramens proximaux et par un cotyle externe très creusé comme chez *Cyanopica*.

L'épiphyse distale est plus caractéristique (Fig. 34). La facette métatarsienne est longue comme chez *Corvus*. Le foramen distal est très large antérieurement. La trochlée du doigt II présente un bord proximal saillant latéralement comme chez *Garrulus* mais elle se distingue des genres actuels par une face postérieure très fine, presque réduite à une crête. Enfin la trochlée du doigt III n'est pas aussi puissante, par rapport aux autres trochlées, que chez les genres actuels.

Remarques. — Parmi le matériel figuré par Milne-Edwards, je n'ai pas retrouvé l'ulna (1869-71 : pl. 152 fig. 25-26).

L'abondant matériel décrit représente un nombre minimal de 21 individus.

Répartitions stratigraphique et géographique. — Pour le moment, *M. larteti* n'est connu qu'à Sansan.

Rapport avec les autres Corvidae fossiles. — Mis à part les espèces très récentes du Pléistocène, tous les Corvidae fossiles actuellement connus ont été classés dans le genre actuel *Corvus*.

L'espèce la plus ancienne du genre *Corvus* est actuellement *C. galushai* du Miocène terminal d'Arizona (Bickart, 1990) mais la présence du genre *Corvus* est également soupçonnée dans divers gisements du Miocène supérieur et terminal de Hongrie (Janossy, 1991, 1993). Une autre espèce, *C. solitus*, a également été décrite dans le Pliocène moyen de Mongolie (Kurochkin, 1985).

Ainsi *Miocorvus larteti* serait la plus ancienne espèce actuellement connue de Corvidae.

CONTEXTE PALÉOÉCOLOGIQUE DE L'AVIFAUNE DE SANSAN

Données paléoclimatiques

Pour la plupart, les oiseaux de Sansan appartiennent ou sont proches de genres actuels assez ubiquistes. En revanche, la présence à Sansan de représentants de certains groupes d'oiseaux est plus caractéristique quant aux données climatiques.

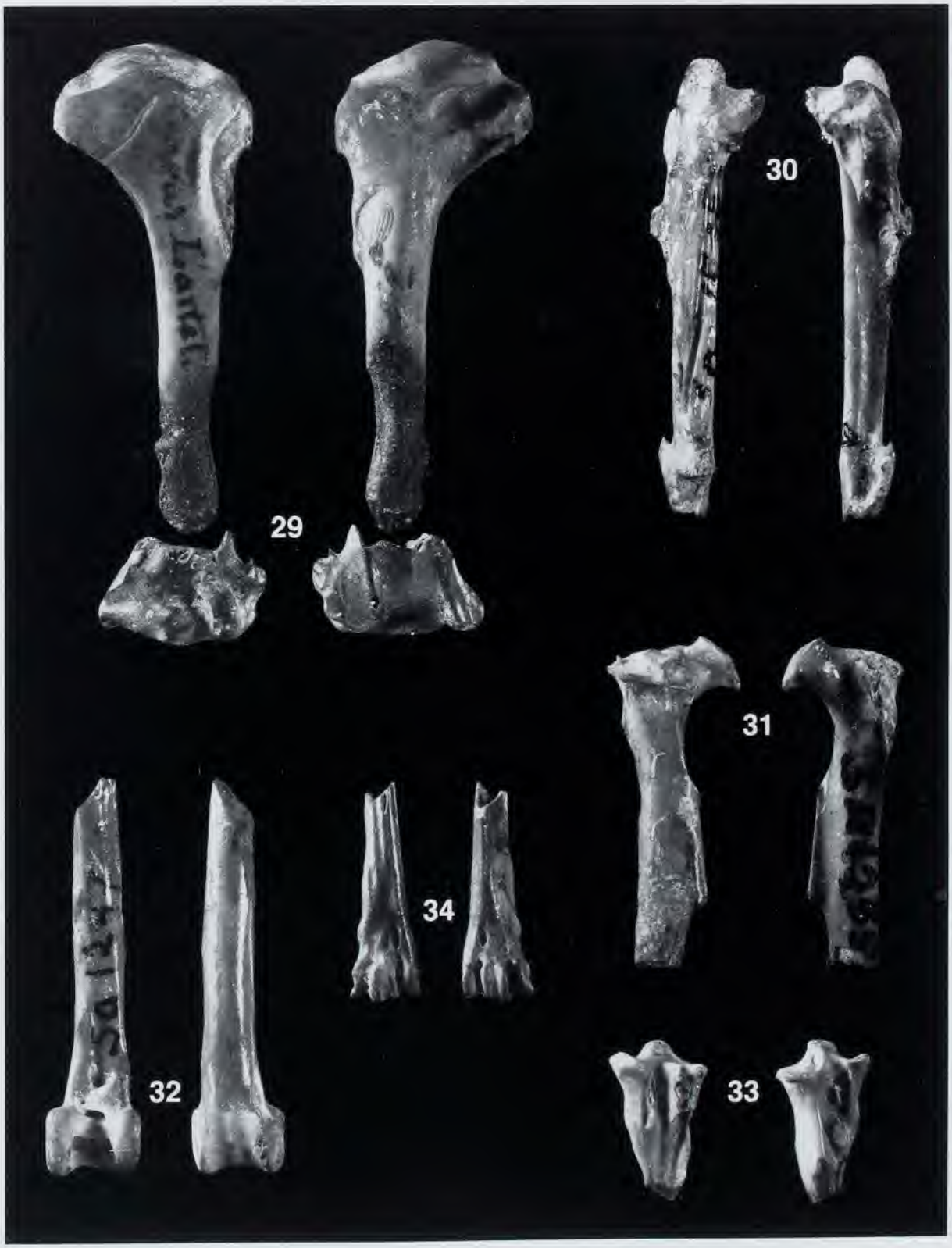
Ainsi, les ibis actuels du genre *Geronticus* ne se rencontrent qu'en Afrique.

Les Galliformes de Sansan se rapprochent de genres actuels qui sont uniquement asiatiques : *Palaeortyx prisca* se rapproche des torquéoles du genre actuel *Arborophila*, *Palaeoperdix longipes* et *P. medius* sont proches des faisans du genre actuel *Chrysolophus*, et *Miophasianus altus* est proche des paons du genre *Pavo*. De plus la découverte d'une pièce juvénile de *P. prisca* laisse supposer que cette espèce devait nicher sur place.

Fig. 29-34. - *Miocorvus larteti* (Milne-Edwards, 1869-71). **29** : paralectotype, humérus gauche presque complet (en deux fragments) MNHN SA 1246 ; à gauche, vue palmaire ; à droite, vue anconale (x 3). **30** : paralectotype, métacarpe droit presque complet MNHN SA 1615 ; à gauche, vue externe ; à droite, vue interne (x 3). **31** : paralectotype, moitié proximale de tibiotarse droit MNHN SA 1255 ; à gauche, vue postérieure ; à droite, vue antérieure (x 3). **32** : paralectotype, moitié distale de tibiotarse gauche MNHN SA 1247 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 3). **33** : extrémité proximale de tarsométatarse droit MNHN SA 1256 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 3). **34** : moitié distale de tarsométatarse gauche MNHN SA 1258 ; à gauche, vue antérieure ; à droite, vue postérieure (x 3).

Figs 29-34. — Miocorvus larteti *(Milne-Edwards, 1869-71). **29** : paralectotype, almost complete left humerus (in two pieces) MNHN SA 1246 ; left, palmar view ; right, anconal view (x 3). **30** : paralectotype, almost complete right carpometacarpus MNHN SA 1615 ; left, external view ; right, internal view (x 3). **31** : paralectotype, proximal half of right tibiotarsus MNHN SA 1255 ; left, posterior view ; right, anterior view (x 3). **32** : paralectotype, distal half of left tibiotarsus MNHN SA 1247 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 3). **33** : proximal end of right tarsometatarsus MNHN SA 1256 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 3). **34** : distal half of left tarsometatarsus MNHN SA 1258 ; left, anterior view ; right, posterior view (x 3).*

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Les perroquets, représentés à Sansan par le genre *Pararallus*, se rencontrent actuellement dans les zones tropicales de l'hémisphère sud ainsi qu'en Amérique centrale et en Asie du Sud-Est. Les Dendrocolaptidae auxquels appartient le genre *Homalopus* sont des oiseaux d'Amérique du Sud. Enfin les colious, présents à Sansan avec le genre *Necrornis*, sont des oiseaux exclusivement africains.

La présence à Sansan de formes d'oiseaux dont les représentants actuels n'existent plus que dans la zone intertropicale indique donc clairement que le climat qui régnait à l'époque devait probablement être un climat tropical assez chaud et humide.

Données paléoécologiques

L'avifaune de Sansan regroupe trois ensembles d'oiseaux présentant des exigences écologiques différentes : des espèces aquatiques, des espèces terrestres et des espèces arboricoles (Tableau 7). Ces trois ensembles sont très inégalement représentés, notamment du fait d'une représentation très forte des Passeriformes.

Les oiseaux terrestres correspondent à l'ensemble le moins bien représenté à Sansan. Il regroupe les Galliformes auxquels on peut adjoindre la grue *Palaeogrus excelsa*. Les Galliformes ont généralement un mode de vie terrestre mais les formes représentées à Sansan peuvent être considérées comme ayant également plus ou moins un mode de vie arboricole. Les genres actuels les plus proches des genres fossiles (torquéoles du genre *Arborophila*, faisans du genre *Chrysolophus*) vivent dans les forêts et les bosquets de bambou d'Asie où ils se nourrissent de feuillage, baies, fruits et insectes ; les paons du genre *Pavo* ont le même type de régime alimentaire mais ils vivent plutôt en forêts ouvertes. Les grues, également végétariennes, se rencontrent actuellement en milieux ouverts en Eurasie et en Amérique du Nord. De plus, la présence de pièces juvéniles de *Palaeortyx prisca* et *Palaeogrus excelsa* laissent supposer que ces espèces devaient nicher sur place à Sansan ; or les torquéoles nichent dans de petites dépressions creusées dans le sol, au pied des arbres ou dans des coupes d'herbes et les grues nichent également au sol. Ainsi l'ensemble des oiseaux terrestres de Sansan caractérise plutôt un milieu forestier ouvert qu'une forêt dense ou une steppe.

Les oiseaux aquatiques représentent un groupe plus conséquent. Les formes représentées à Sansan (héron, ibis, « oie », canards, fuligule, râle, ...) caractérisent plutôt des étendues d'eau (douce ou saumâtre) ouvertes, généralement peu profondes. Les râles du genre actuel *Aramides* dont se rapprocherait le genre *Palaeoaramides* vivent au bord des mangroves, des étangs et éventuellement en forêt en Amérique du Sud. La présence à Sansan d'un représentant de ces râles témoignerait davantage d'un rivage boisé. Cette hypothèse semble renforcée par la découverte d'un os juvénile qui témoignerait que cette forme devait nicher sur place ; or *Aramides* niche actuellement en bâtissant un « nid » sommaire de feuilles au sol mais généralement proche de l'eau.

Les formes aquatiques représentées à Sansan sont généralement végétariennes, se nourrissant surtout de graines et d'herbes aquatiques, éventuellement de végétaux semi-immergés. Par contre, les ibis consomment surtout des insectes et des petits vertébrés ; les hérons et les pygargues se nourrissent essentiellement de poissons, sans dédaigner les amphibiens, les petits reptiles ou les petits mammifères, tous très abondants à Sansan. L'ensemble de l'avifaune aquatique de Sansan témoigne donc de la présence d'une étendue d'eau assez vaste (fleuve, lac ou retenue d'eau) dont les bords devaient être occupés par une végétation assez développée.

Une forte majorité de l'avifaune de Sansan est représentée par l'ensemble des oiseaux arboricoles. Cet ensemble est clairement dominé par les Passeriformes qui représentent à eux seuls les trois quarts de l'avifaune ; on ne peut donc que regretter une fois de plus que nos connaissances actuelles sur les passereaux rendent impossibles la détermination des formes fossiles, d'autant plus que tous les Passeriformes ne sont pas arboricoles, certains vivant en milieux ouverts ou en milieux aquatiques. Tous les groupes arboricoles déterminés à Sansan correspondent à des formes forestières, sauf éventuellement les corbeaux qu'on trouve actuellement également en milieux ouverts. Parmi les représentants actuels de ces

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 7. — Composition quantitative de l'avifaune de Sansan. (1) espèces déterminées seules ; (2) y compris estimation des Passeriformes.

TABLE 7. — Quantitative distribution of the avifauna from Sansan. (1) determinated species only ; (2) estimation of Passeriformes added.

	Nombre total de pièces osseuses	%	Nombre minimal d'individus	% (1)	% (2)
ESPÈCES AQUATIQUES					
Héron genre indét.	1	0,24	1	1,47	0,53
Geronticus perplexus	1	0,24	1	1,47	0,53
Anserobranta (?) *robusta*	4	0,98	1	1,47	0,53
Anas velox	24	5,88	5	7,36	2,66
Anas sansaniensis	15	3,67	2	2,94	1,06
Aythya chauvirae	13	3,18	3	4,41	1,60
Haliaeetus piscator	5	1,22	2	2,94	1,06
Palaeoaramides beaumontii	36	8,80	6	8,83	3,19
Miorallus major	2	0,49	1	1,47	0,53
Numenius antiquus	3	0,73	1	1,47	0,53
Total	**104**	**25,43**	**23**	**33,83**	**12,22**
ESPÈCES TERRESTRES					
Palaeortyx prisca	17	4,16	3	4,41	1,60
Palaeoperdix longipes	7	1,71	3	4,41	1,60
Palaeoperdix medius	1	0,24	1	1,47	0,53
Miophasianus altus	4	0,98	1	1,47	0,53
Palaeogrus excelsa	1	0,24	1	1,47	0,53
Total	**30**	**7,33**	**9**	**13,23**	**4,79**
ESPÈCES ARBORICOLES					
aff. *Accipiter*	14	3,42	4	5,88	2,13
Hieraaetus edwardsi	23	5,62	3	4,41	1,60
Pararallus dispar	21	5,14	5	7,36	2,66
Asio (?) *ignotus*	1	0,24	1	1,47	0,53
Necrornis palustris	4	0,98	1	1,47	0,53
Homalopus picoïdes	2	0,49	1	1,47	0,53
Miocorvus larteti	210	51,35	21	30,88	11,18
Autres passeriformes	(non compté)		120		63,83
Total	**275**	**67,24**	**36 (1) - 156 (2)**	**52,94**	**82,99**
Total général	409	100%	68 (1) - 188 (2)	100%	100%

formes arboricoles, certains présentent des régimes alimentaires assez spécialisés, tels les perroquets qui sont granivores ou les Dendrocolaptidae qui « rampent » le long des troncs d'arbres pour se nourrir des insectes qu'ils trouvent sous l'écorce. Les rapaces représentés à Sansan (aigle, épervier et hibou) sont des carnivores chassant les oiseaux et les petits mammifères ; on peut ajouter que l'épervier nichait à Sansan, probablement en construisant comme ses parents actuels une aire de branchages dans une fourche d'un arbre de grande taille. Les formes arboricoles de Sansan témoignent globalement d'un milieu forestier vaste.

Source : MNHN, Paris

L'ensemble de l'avifaune permet ainsi de reconstruire un paysage pour le gisement de Sansan. Les espèces aquatiques témoignent d'une étendue d'eau assez vaste, probablement peu profonde, dont les rives auraient été occupées par une végétation semi-immergée ou des arbres. Les espèces arboricoles nécessitaient des regroupements importants d'arbres probablement de haute futaie mais la présence d'espèces terrestres plus caractéristiques de milieux ouverts laisse supposer qu'il ne pouvait s'agir d'une forêt dense. En conclusion et compte-tenu des données climatiques établies ci-dessus, on peut dessiner pour Sansan le paysage d'une vaste étendue d'eau entourée d'une végétation forestière assez similaire aux forêts ouvertes que l'on trouve actuellement par exemple en Asie du Sud-Est.

Données paléogéographiques

L'étude de la répartition géographique des formes actuelles les plus proches des oiseaux de Sansan est également riche d'enseignements (Tableau 8).

La grande majorité des espèces décrites à Sansan est apparentée à des formes dont la répartition géographique actuelle est très vaste. On peut noter toutefois que les oies (genres *Anser* et *Branta*) se répartissent surtout dans l'hémisphère nord (régions paléarctique et néarctique), de même que les grues (genre *Grus*) qui existent toutefois également en zone australasienne. A l'inverse, les perroquets (Psittacinae) sont plutôt caractéristiques de l'hémisphère sud puisqu'on les trouve actuellement en zones néotropicale, afrotropicale, australasienne et orientale. Le genre *Hieraaetus* est actuellement plutôt réparti dans l'Ancien Monde (régions paléarctique, afrotropicale, orientale et australasienne).

Les formes actuellement uniquement afrotropicales sont rares à Sansan. Les ibis du genre *Geronticus* peuvent également être observés, mais de plus en plus rarement, en région paléarctique. Les colious (genres *Colius* et *Urocolius*) sont un petit groupe d'oiseaux exclusivement africains. La présence à Sansan du coliou *Necrornis palustris* semble donc indiquer que ce groupe a eu par le passé une répartition géographique bien plus large. Cette idée est d'ailleurs renforcée par la présence de *N. palustris* dans le gisement de La Grive-Saint-Alban et de formes apparentées à Saint-Gérand-le-Puy ainsi que dans les gisements beaucoup plus anciens des Phosphorites du Quercy (Mourer-Chauviré, 1988) ; on peut observer par contre que les fossiles plus récents ont été décrits pour le moment uniquement en Afrique (Rich & Haarhoff, 1985 ; Haarhoff, 1993). On pourrait alors supposer que la répartition actuelle des colious est relictuelle, ces petites formes arboricoles ayant peut-être été éliminées par le développement de formes concurrentes parmi les Passeriformes.

Les formes actuellement orientales sont représentées à Sansan par des Galliformes (torquéoles, faisans et paons) qui semblent avoir été, au moins pendant tout le Miocène, largement réparties en zone paléarctique. Le point le plus important à souligner me semble la mise en évidence de la parenté du genre fossile *Miophasianus* avec les paons ; actuellement ce groupe d'oiseaux présente une répartition disjointe, le genre *Pavo* et les genres proches d'argus (*Rheinardia* et *Argusianus*) étant présents en Inde et en Asie du Sud-Est alors que le genre *Afropavo* est présent dans une petite région d'Afrique. La large répartition du genre *Miophasianus* en Europe pendant le Miocène, qui s'est semble-t-il maintenue en partie au moins jusqu'à la fin du Pliocène (Mourer-Chauviré, 1990), démontre que la répartition des paons a été bien plus vaste, expliquant ainsi une disjonction ultérieure.

Les formes néotropicales sont représentées à Sansan par un râle proche du genre actuel *Aramides* et par le passereau *Homalopus picoïdes* attribué à la famille des Dendrocolaptidae ; cette dernière attribution est importante à plus d'un titre. Tout d'abord, les Dendrocolaptidae sont adaptés à « ramper » sur les troncs d'arbres ; cette adaptation est représentée en région paléarctique par les sittelles (Sittidae) et les grimpereaux (Certhiidae). La présence d'un Dendrocolaptidae à Sansan démontre que cette famille a eu, au moins durant le Miocène, une vaste répartition géographique et que sa répartition actuelle représente une zone relicte, probablement suite à une compétition avec les deux autres familles d'oiseaux présentant le même type d'adaptation écologique.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 8. — Répartition géographique d'après les formes actuelles apparentées aux oiseaux de Sansan.

TABLE 8. — Geographical distribution, according to the distribution of modern species closely related to fossils from Sansan.

RÉPARTITION DES FORMES ACTUELLES	ESPÈCES FOSSILES APPARENTÉES	Nombre minimal d'individus	%
FORMES UBIQUISTES			
Ardeinae	Héron genre indét.	1	1,47
Anser + Branta	*Anserobranta (?) robusta*	1	1,47
Anas	*Anas velox*	5	7,36
	Anas sansaniensis	2	2,94
Aythya	*Aythya chauvirae*	3	4,41
Haliaeetus	*Haliaeetus piscator*	2	2,94
Accipiter	aff. *Accipiter*	4	5,88
Hieraaetus	*Hieraaetus edwardsi*	3	4,41
Grus	*Palaeogrus excelsa*	1	1,47
Fulica	*Miorallus major*	1	1,47
Numenius	*Numenius antiquus*	1	1,47
Psittacinae	*Pararallus dispar*	5	7,36
Asio	*Asio (?) ignotus*	1	1,47
Corvidae	*Miocorvus larteti*	21	30,88
Total		**51**	**75,00**
FORMES AFROTROPICALES			
Geronticus	*Geronticus perplexus*	1	1,47
Colius + Urocolius	*Necrornis palustris*	1	1,47
Total		**2**	**2,94**
FORMES ORIENTALES			
Arborophila	*Palaeortyx prisca*	3	4,41
Chrysolophus	*Palaeoperdix longipes*	3	4,41
	Palaeoperdix medius	1	1,47
Pavo	*Miophasianus altus*	1	1,47
Total		**8**	**11,76**
FORMES NÉOTROPICALES			
Aramides	*Palaeoaramides beaumontii*	6	8,83
Dendrocolaptidae	*Homalopus picoïdes*	1	1,47
Total		**7**	**10,30**
Total général		**68**	100

D'autre part, les Dendrocolaptidae appartiennent aux Passeriformes primitifs, les Suboscines, largement répartis en Amérique du Sud (10 familles représentant plus de 1000 espèces) mais présents également dans les zones tropicales de l'Ancien Monde (3 petites familles dont deux vivent en partie dans l'hémisphère nord). La description à Sansan d'un Suboscine, renforcée par la présence de Suboscines d'une autre famille dans le gisement miocène de Wintershof West (BALLMANN, 1969b) et dans un gisement de l'Oligocène supérieur du Quercy (MOURER-CHAUVIRÉ, communication personnelle), semble donc démontrer que les Suboscines sont probablement d'origine australe et ont pu atteindre l'hémisphère nord sans toutefois pouvoir s'implanter efficacement.

Source : MNHN, Paris

Enfin, l'absence de Passeriformes dans toutes les avifaunes éocènes de l'hémisphère nord (la plus ancienne forme a été décrite dans l'Oligocène supérieur de France : MOURER-CHAUVIRÉ *et al.*, 1989) laisse supposer une origine australe pour l'ensemble des Passeriformes (FEDUCCIA & OLSON, 1982 ; OLSON, 1989 ; BOLES, 1995a), hypothèse semblant être confirmée par la découverte récente d'un Passeriforme dans l'Eocène d'Australie (BOLES, 1995b). La description d'une forme hautement adaptée dans le Miocène de Sansan conforte l'idée d'une origine bien plus ancienne des Passeriformes.

CONCLUSION

La composition de l'avifaune de Sansan est la suivante :

— Ardeidae : genre indéterminé
— Threskiornithidae : *Geronticus perplexus*
— Anatidae : *Anserobranta* (?) *robusta*, *Anas velox*, *Anas sansaniensis*, *Aythya chauvirae*
— Accipitridae : *Haliaeetus piscator*, Genre indéterminé aff. *Accipiter*, *Hieraaetus edwardsi*
— Phasianidae : *Palaeortyx prisca*, *Palaeoperdix longipes*, *Palaeoperdix medius*, *Miophasianus altus*
— Gruidae : *Palaeogrus excelsa*
— Rallidae : *Palaeoaramides beaumontii*, *Miorallus major*
— Scolopacidae : *Numenius antiquus*
— Psittacidae : *Pararallus dispar*
— Strigidae : *Asio* (?) *ignotus*
— Coliidae : *Necrornis palustris*
— Dendrocolaptidae : *Homalopus picoïdes*
— Corvidae : *Miocorvus larteti*.

Cette avifaune présente certains points communs avec l'avifaune antérieure des gisements de Saint-Gérand-le-Puy (MN 2a) avec laquelle il semble intéressant de comparer l'avifaune de Sansan. A Saint-Gérand-le-Puy, on a décrit une très abondante avifaune aquatique (CHENEVAL, 1983a, 1983b, 1984, 1987), dominée par les Palaelodidae (apparentés aux flamants), les Dendrocygninae (dendrocygnes) et les Laridae (goélands), absents les uns et les autres à Sansan. L'absence des Dendrocygninae pourrait s'expliquer par le fait que ce groupe aurait été supplanté, tout au moins dans l'hémisphère nord, par les Anatinae dont les représentants à Sansan sont justement parmi les plus anciens décrits (CHENEVAL, 1987). L'absence des Palaelodidae et des Laridae s'expliquerait plutôt par la différence de biotope, le milieu de Saint-Gérand-le-Puy étant un ensemble très vaste de larges étendues d'eau beaucoup plus propice à de grandes colonies d'oiseaux aquatiques. On retrouve par contre dans les deux gisements des espèces de râles du genre fossile *Palaeoaramides*.

Les avifaunes terrestres sont bien plus comparables. On y retrouve la même espèce fossile de grue, *Palaeogrus excelsa*, ainsi que plusieurs espèces de petites perdrix du genre *Palaeortyx*, apparenté aux actuelles torquéoles.

Les différences essentielles portent sur les avifaunes arboricoles. On retrouve dans les deux gisements de petites formes non-passereaux, comme des perroquets et des colious, qui n'existent plus dans nos contrées actuellement. Les Passeriformes sont encore assez rares à Saint-Gérand-le-Puy alors qu'ils représentent le groupe largement dominant à Sansan. Le début du Miocène semble donc une période majeure pour la radiation adaptative des passereaux, du moins dans l'hémisphère nord, qui supplantent peu à peu les autres formes arboricoles, confinées actuellement dans des zones relictuelles.

Source : MNHN, Paris

L'avifaune de Sansan peut également être comparée profitablement avec celle légèrement postérieure de La Grive-Saint-Alban (MN 7-8). Dans ce dernier gisement, les formes aquatiques semblent bien moins présentes ; on y retrouve toutefois l'un des canards de Sansan, *Anas sansaniensis* (CHENEVAL, 1987) et un râle du genre *Palaeoaramides* (CRACRAFT, 1973). L'avifaune terrestre est toujours dominée à La Grive-Saint-Alban par les petites perdrix proches des torquéoles ; on y retrouve également les mêmes espèces de faisans (*Palaeoperdix medius*) et de paons (*Miophasianus altus*). Des formes arboricoles non-passereaux sont encore présentes, telles un coliou (BALLMANN, 1969a), mais la prédominance des Passeriformes semble cette fois bien établie.

Ainsi donc, la révision de l'avifaune fossile de Sansan nous confirme que le Miocène semble une période charnière dans la mise en place des avifaunes contemporaines. On voit apparaître progressivement une avifaune à caractère de plus en plus paléarctique par disparition de groupes plus primitifs au profit de familles actuelles et par supplantation de certains groupes repoussés vers des zones relictuelles.

REMERCIEMENTS

Je remercie Mr L. GINSBURG pour m'avoir confié l'étude du matériel d'oiseaux de Sansan et Mme C. MOURER-CHAUVIRÉ pour ses conseils dans la rédaction et son aide dans la détermination de certaines pièces osseuses. Mes remerciements également à Mme C. LEFÈVRE et à MMrs G. GRAVES et J. DEAN pour leurs prêts précieux de matériel de comparaison. Les photographies des planches ont été réalisées par N. PODEVIGNE au laboratoire photographique de l'UFR des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard-Lyon I.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALFEREZ, F., MOLERO, G., BREA, P. & SANTAFE, J.V., 1982. — Precisiones sobre la geologia, fauna, cronoestratigrafia y paleoecologia del yacimiento mioceno de Corcolès. *Revista de la Real Academia de Ciencias Exactas, Fisicas y Naturales de Madrid*, **76**, 2 : 249-276, 6 fig., 3 pl.

AMMON, L. VON, 1918. — Tertiäre Vogelreste von Regensburg und die jungmiocäne Vogelwelt. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Regensburg*, Munich, **12**, 69 p., 10 fig., 1 tabl.

BALLMANN, P., 1969a. — Les oiseaux miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère). *Geobios*, **2** : 157-204, 26 fig., pl. 13-15.

BALLMANN, P., 1969b. — Die Vögel aus der altburdigalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern. *Zitteliana*, Munich, **1** : 5-60, 14 fig., pl. 1-2.

BALLMANN, P., 1972. — Les oiseaux miocènes de Vieux-Collonges (Rhône). *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, **50** : 93-101, 2 fig., 1 pl.

BICKART, K.J., 1990. — The birds of the Late Miocene-Early Pliocene Big Sandy Formation, Mohaye County, Arizona. *In* : Recent advences in the study of Neogene fossil birds. *Ornithological Monographs, Washington*, **44** : 1-72, 11 fig., 10 tabl.

BOCHENSKI, Z., 1987. — *Miophasianus medius* (Milne-Edwards 1869) from Przeworno (SW Poland) and some general remarks on the genus *Miophasianus*. *Acta Zoologica Cracoviensia*, Cracovie, **30**, 6 : 71-80, 2 fig., 3 tabl., pl. 17.

BOCHENSKI, Z. & KUROCHKIN, E.N., 1987. — New data on Pliocene phasianids (Aves. – Phasianidae) of Moldavia and S. Ukraine. *Acta Zoologica Cracoviensia*, Cracovie, **30**, 7 :. 81-96, 5 fig., 4 tabl., pl. 18.

BOLES, W.E., 1995a. — A preliminary analysis of the Passeriformes from Riversleigh, Northwestern Queensland, Australia, with the description of a new species of Lyrebird. *In* : D.S. PETERS (ed.), Acta palaeornithologica. 3° Symposium SAPE. 5° Internationale Senckenberg-Konferenz (22-26 Juni 1992). *Courier ForschungsInstitut Senckenberg*, **181** : 163-170, 1 fig.

BOLES, W.E., 1995b. — The world's oldest songbird. *Nature*, **374**, 6517 : 21-22, 1 fig.

BRODKORB, P., 1961. — Birds from the Pliocene of Juntura, Oregon. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, **24**, 3 : 169-184, 7 fig.

BRODKORB, P., 1964. — Catalogue of fossil birds. Part 2 : Anseriformes through Galliformes. *Bulletin of the Florida State Museum*, **8**, 3 : 195-335.

Source : MNHN, Paris

BRODKORB, P., 1967. — Catalogue of fossil birds. Part 3 : Ralliformes, Ichtyornithiformes, Charadriiformes. *Bulletin of the Florida State Museum*, **11**, 3 : 99-220.

BRODKORB, P., 1971. — Catalogue of fossil birds. Part 4 : Columbiformes through Piciformes. *Bulletin of the Florida State Museum*, **15**, 4 : 163-266.

BRUNET, J., 1970. — Oiseaux de l'Eocène supérieur du Bassin de Paris. *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **56**, 1 : 1-66, 6 fig., 4 pl.

CHENEVAL, J., 1983a. — *Révision de l'avifaune du gisement aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France) (Gaviiformes à Anseriformes)*. Thèse de Doctorat de 3e cycle de l'Université Claude Bernard-Lyon I, n° 1380, 220 p., 29 fig., 19 tabl., 17 pl. (inédit).

CHENEVAL, J., 1983b. — Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du gisement aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France). *In* : E. BUFFETAUT, J.M. MAZIN & E. SALMON (eds.), *Actes du Symposium paléontologique Georges Cuvier* (Montbéliard, 1982), Ville de Montbéliard édit., p. 85-98, 1 fig., 1 tabl., 1 pl.

CHENEVAL, J., 1984. — Les oiseaux aquatiques (Gaviiformes à Ansériformes) du gisement aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France). Révision systématique. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **14**, 2 : 33-115, 6 fig., 13 tabl., 9 pl.

CHENEVAL, J., 1987. — Les Anatidae (Aves, Anseriformes) du Miocène de France. Révision systématique et évolution *In* : C. MOURER-CHAUVIRE (coord.), L'évolution des oiseaux d'après le témoignage des fossiles. Table Ronde Internationale du CNRS (Lyon-Villeurbanne, 18-21 Septembre 1985). *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon*, **99** : 137-157, 4 tabl., 1 pl.

COMMISSION INTERNATIONALE DES NOMS FRANCAIS DES OISEAUX, 1993. — *Noms français des oiseaux du monde*. Multimondes-Chabaud édit., Sainte Foy-Bayonne, 452 p.

CRACRAFT, J., 1973. — Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 3. Phylogeny of the suborder Grues. *Bulletin American Museum Natural History*, **151**, 1 : 127 p., 51 fig., 49 tabl.

DAVISON, G.W.H., 1985. — Avian spurs. *Journal of Zoology*, Londres, sér. A, **206** : 353-366, 3 fig., 4 tabl.

DEPERET, C., 1887. — Recherche sur la succession des faunes de vertébrés miocènes de la vallée du Rhône. *Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, **4** : 45-319, pl. 12-13.

DOUXAMI, H., 1896. — Etude sur les terrains tertiaires du Dauphiné, de la Savoie et de la Suisse occidentale. *Annales de l'Université de Lyon*, **27** : 318 p., 31 fig., 6 pl.

DRIESCH, A. VON DEN, 1976. — Part 3 - Measurement of the bird skeleton. *In* : A guide to the measurement of animal bones from the archeaological sites. *Peabody Museum Bulletin*, **1** : 103-129, fig. 3-62.

ENNOUCHI, E., 1930. — *Contribution à l'étude de la faune du Tortonien de La Grive-Saint-Alban (Isère)*. Presses Modernes édit., Paris, 135 p., 6 pl.

ERBERSDOBLER, K., 1968. — Vergleichend morphologisches Untersuchungen an Einzelknochen des postcranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender mittelgrosser Hühnervögel. Inaugural-Dissertation. *Institut für Paläoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München édit.*, 93 p., 43 fig., 11 diagr.

FEDUCCIA, J.A., 1970. — Some birds of prey from the Upper Pliocene of Kansas. *Auk*, **87**, 4 : 795-797.

FEDUCCIA, J.A., & OLSON, S.L., 1982. — Morphological similarities between the Menurae and the Rhinocryptiudae, relict Passerine birds of the Southern Hemisphere. *Smithsonian Contributions to Zoology*, **366** : 22 p., 17 fig., 1 tabl.

FORD, N.L., 1967. — *A systematic study of the owls based on comparative osteology*. Ph.D. dissertation, University of Michigan, 126 p., 4 tabl., 10 pl. (inédit).

FORD, N.L., & MURRAY, B.G., 1967. — Fossil owls from the Hagerman local fauna (Upper Pliocene) of Idaho. *Auk*, **84**, 1 : 115-117, 1 fig., 1 tabl.

FRAAS, O., 1870. — Die Fauna von Steinheim mit Rücksicht auf die miocenen Säugethier- und Vogelreste des Steinheimer Beckens. Schweizerbart édit., Stuttgart, 54 p, 11 pl.

GAILLARD, C., 1908. — Les oiseaux des phosphorites du Quercy. *Thèse de Doctorat de Sciences naturelles de Lyon* et *Annales de l'Université de Lyon*, n.s., **23** : 178 p., 37 fig., 8 pl.

GAILLARD, C., (1939). — Contribution à l'étude des oiseaux fossiles. *Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, **15**, 2 :100 p, 34 fig.

GRIGORESCU, D., & KESSLER, E., 1977. — The Middle Sarmatian avian fauna of South Dobrogea. *Revue roumaine de Géologie, Géophysique, Géographie*, **21** : 93-108, 1 tabl., 5 pl.

HAARHOFF, P.J., 1993. — Latest Pliocene mouse-birds (Aves, Coliidae) from Olduvai Gorge, Tanzania. *Annales of the South African Museum*, **103**, 4 : 191-211, 8 fig., 4 tabl.

HARRISON, C.J.O., 1980. — Fossil birds from afrotropical Africa in the collection of the British Museum (Natural History). *Ostrich*, **51** : 92-98, 2 fig.

HARRISON, C.J.O., 1982. — The earliest parrot : A new species from the British Eocene. *Ibis*, **124** : 203-210, 6 fig., pl. 10

HARRISON, C.J.O., 1985. — A large fossil gamebird, Phasianidae, from the Middle Miocene of Turkey. *Journal of Natural History*, **19** : 135-137, 1 fig.

HARRISON, C.J.O., & WALKER, C.A., 1982. — Fossil birds from the Upper Miocene of Northern Pakistan. *Tertiary Research*, **4**, 2 : 53-69, 2 fig., 3 pl.

HOU, L., 1985. — Upper Miocene birds from Lufeng, Yunnan. *Acta Anthropologica Sinica*, **4**, 2 : 118-126, 6 fig. (en chinois, résumé anglais).

Source : MNHN, Paris

HOWARD, H., 1929. — The avifauna of Emeryville shellmound. *University of California Publication in Zoology*, **32**, 2 : 301-394, 55 fig., 4 pl.

HOWARD, H., 1964. — Fossil Anseriformes. *In* : J. DELACOUR, *The waterfowl of the world, vol. 4*. Country Life édit., Londres : 233-326, 5 fig., 5 tabl., 10 pl.

HOWARD, H., 1980. — Illustrations of avian osteology taken from « The avifauna of Emeryville shellmound ». *Contribution in Sciences, natural history Museum of Los Angeles County*, **330** : xxvii-xxxviii.

JANOSSY, D. 1991. — Late Miocene bird remains from Polgàrdi (W-Hungary). *Aquila*. **98** : 13-35, 4 fig., 3 tabl.

JANOSSY, D., 1993. — Bird remains from the Upper Miocene (MN 9) of Rudabanya (N-Hungary). *Aquila*, **100** : 53-70, 2 fig.

KELLNER, M., 1986. — *Vergleichend Morphologische Untersuchungen an Einzelknochen des postkranialen Skeletts in Europa vorkommender Ardeidae*. Inaugural-Dissertation. Institüt für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München édit., Munich, 221 p., 56 fig., 12 tabl., 6 diagrammes.

KUROCHKIN, E. N., 1976. — Novie dannie o ptipzah Pliotsena zapadnoi Mongolii. *Trudy Sovmestnoi Sovetsko-Mongolskoi paleontologicheskoi ekspeditzii*, **3** : 51-67, 11 fig., 2 tabl. (en russe).

KUROCHKIN, E. N., 1980. — Middle Pliocene rails from western Mongolia. *Contribution in Sciences, natural history Museum of Los Angeles County*, **330** : 69-73, 5 fig.

KUROCHKIN, E. N., 1985. — Birds of the central Asia in Pliocene. *Trudy Sovmestnoi Sovetsko-Mongolskoi paleontologicheskoi ekspeditzii*, **26** : 120 p., 49 fig., 10 tabl., 16 pl. (en russe).

KUROCHKIN, E. N., & GANYA, I.M., 1972. — Ptitsy srednego sarmata Moldavii. *In* : Pozvonochnye Neogena i Pleistotsena Moldavii. *Akademiya Nauk Moldavskoy SSR. édit.* : 45-70, 12 fig., 2 pl. (en russe).

LAMBRECHT, K., 1929. — *Stromeria fajumensis* n.g.n.sp., die kontinentale Stammform der Aepyornithidae, mit einer Übersicht über die fossilen Vögel Madagaskars und Afrikas. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften — Mathematisch-Naturwissenschaftliche Abteilung*, n.f., **4**, art. 4 : 18 p., 2 pl.

LAMBRECHT, K., 1933. — *Handbuch der Palaeornithologie*. Borntraeger., Berlin, 1029 p, 209 fig., 4 pl.

LANGER, G., 1980. — *Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen in Mitteleuropa vorkommender mittelgrosser Eulenarten*. Inaugural-Dissertation. Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München édit., Munich, 210 p., 35 fig., 15 tabl., 29 diagrammes.

LYDEKKER, R., 1891. — *Catalogue of the fossil birds in the British Museum*. British Museum, Londres, 368 p, 75 fig.

LYDEKKER, R., 1893. — On some bird-bones from the Miocene of Grive-St-Alban, Department of Isère, France. *Proceedings of the Zoological Society of London* : 517-522, pl. 41.

MARTINI, E., 1967. — *Pararallus hassenkampi* n.sp., eine neue Rallen-Art (Aves) aus dem Oligozän von Sieblos/Rhön. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Abhandlungen*, **127**, 3 : 288-292, 1 fig., pl. 29.

MILLER, A.H., 1944. — An avifauna from the Lower Miocene of South Dakota. *University of California Publication in Geologica Sciences*, **27**, 4 : 85-100, 8 fig.

MILNE-EDWARDS, A., 1867-71. — *Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France*. Masson, Paris, **1** 1867-68 : 472 p. ; **2** 1869-71 : 627 p. ; atlas, **1** : pl. 1-96, **2** : 97-200.

MILNE-EDWARDS, A., 1872. — Résumé des recherches sur les oiseaux fossiles. *Annales de Sciences naturelles, Paris*, **16**, art. 2 : 7 p. (même papier avec légères différences *In* : *Bibliothèque de l'Ecole des Hautes Études*, Paris, **6**, art. 2 ; 7 p. ; *Bulletin de l'Association scientique de France*, Paris, **10** : 99-103 ; *Comptes Rendus Académie des Sciences*, **74** : 1030-1034).

MILNE-EDWARDS, A., 1892. — Sur les oiseaux fossiles des dépôts éocènes de phosphate de chaux du Sud de la France. *Comptes Rendus du 2e Congrès ornithologique international* (Budapest, 1891) : 60-80.

MLIKOVSKY, J., 1992. — The present state of knowledge of the tertiary birds of Central Europe. *In* : K.E. CAMPBELL (ed.), Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb. Proceedings of the II International Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution (Los Angeles, September 1988). *Sciences series, Natural History Museum of Los Angeles County*, **36** : 433-458, 3 fig.

MLIKOVSKY, J., 1998. — A new barl owl (Aves : Strigidae) from the early Miocene of Germany, with comments on the fossil history of the Tytoninae. *Journal für Ornithologie*, **139** : 247-261, 6 fig., 3 tabl.

MOURER-CHAUVIRÉ, C., 1987. — Les Strigiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France) : systématique, biostratigraphie et paléobiogéographie. *In* : C. MOURER-CHAUVIRE (coord.), L'évolution des oiseaux d'après le témoignage des fossiles. Table Ronde internationale du CNRS (Lyon-Villeurbanne, 18-21 Septembre 1985). *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon*, **99** : 89-135, 8 fig., 6 tabl., 4 pl.

MOURER-CHAUVIRÉ, C., 1988. — Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur. II. Oiseaux. *Paleontographica*, ser. A, **205** : 29-50, 5 fig., 8 tabl., 4 pl.

MOURER-CHAUVIRÉ, C., 1989. — A peafowl from the Pliocene of Perpignan, France. *Paleontology*, **32**, part 2 : 439-446, 1 fig., 2 tabl., pl. 50.

MOURER-CHAUVIRÉ, C., 1990. — Les paons du Pliocène et du Pléistocène inférieur d'Europe. Biostratigraphie et paléoécologie. *In* : Journée Louis David. *Documents du Laboratoire de Géologie de Lyon*, HS 9, p. 77-91, 1 pl.

MOURER-CHAUVIRÉ, C., 1992a. — Une nouvelle famille de perroquets (Aves, Psittaciformes) dans l'Eocène supérieur des Phosphorites du Quercy, France. *In* : M. GAYET (coord.), Premier congrès national de Paléontologie, *Geobios*, m.s. **14** : 169-177, 1 tabl., 2 pl.

MOURER-CHAUVIRÉ, C., 1992b. — The Galliformes (Aves) from the Phosphorites du Quercy (France) : systematics and biostratigraphy. *In* : K.E. CAMPBELL K.E. (ed.), Papers in avian paleontology honoring Pierce Brodkorb. Proceedings of the II

Source : MNHN, Paris

International Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution (Los Angeles, September 1988). *Sciences series, Natural History Museum of Los Angeles County*, **36** : 67-95, 14 fig., 5 tabl.

MOURER-CHAUVIRÉ, C., HUGUENEY, M., & JONET, P., 1989. — Découverte de Passeriformes dans l'Oligocène supérieur de France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **309**, sér. II : 843-849, 1 fig., 1 pl.

OLSON, S.L., 1977a. — A synopsis of the fossil Rallidae. *In* : S.D. RIPLEY (ed.), *Rails of the World. A monograph of the family Rallidae*. Godine édit., Boston : 339-379, 26 fig.

OLSON, S.L., 1977b. — The identity of the fossil ducks described from Australia by C.W. DeVis. *Emu*, **77**, 3 : 127-131, pl. 5-6.

OLSON, S.L., 1985a. — The fossil record of birds. *In* : D.E. FARNER, J.R. KING & K.C. PARKEZ (eds.), *Avian biology, vol. 8*. Academic Press., New York : 79-252, 11 fig.

OLSON, S.L., 1985b. — Early Pliocene ibises (Aves, Plataleidae) from South-western Cape Province, South Africa. *Annales of the South African Museum*, **97**, 3 : 57-69, 5 fig., 2 tabl.

OLSON, S.L., 1989. — Aspects of global avifaunal dynamics during the Cenozoic. *In* : H. OUELLET (ed.), *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici* (Ottawa, Canada, 22-29 Juin 1986). University of Ottawa, vol. II : 2023-2029.

PARIS, P., 1912. — Oiseaux fossiles de France. *Revue française d'Ornithologie*, **2**, 37 : 283-298.

PAYNE, R.B., & RISLEY, C.J., 1976. — Systematics and evolutionary relationships among the herons (Ardeidae). *Miscellaneous Publication of the Museum of Zoology, University of Michigan*, **150** :115 p., 47 fig., 8 tabl.

POCOCK, T.N., 1966. — Contributions to the osteology of african birds. *Ostrich*, suppl. **6** : 83-94, 2 fig., 1 tabl.

PORTIS, A., 1885. — Contribuzioni alla ornitologia italiana. *Memorie della reale Academia delle Scienze di Torino*, sér. 2, **36** : 361-383, 2 pl.

PORTIS, A., 1888. — Contribuzioni alla ornitologia italiana. *Memorie della reale Academia delle Scienze di Torino*, sér. 2, **38** : 181-203, 1 pl.

RASMUSSEN, D.T., OLSON, S.L., & SIMONS, E.L., 1988. — Fossil birds from the Oligocene Jebel Qatrini Formation, Fayum Province, Egypt. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, n° 62, 20 p., 15 fig.

RICH, P.V., & BOHASKA, D.J., 1976. — The world's oldest owl : a new strigiform from the Paleocene of Southwestern Colorado. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, **27** : 87-93, 3 fig., 1 tabl.

RICH, P.V., & HAARHOFF, P.J., 1985. — Early Pliocene Coliidae (Aves, Coliiformes) from Langebaanweg, South Africa. *Ostrich*, **56** : 20-41, 14 fig., 65 tabl.

SCHLOSSER, M., 1916. — Neue Funde fossiler Saügetiere in der Eichstätter Gegend. *Abhandlungen der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften - Mathematisch-Physische Klasse*, **28**, 6 :78 p., 6 pl.

SEREBROVSKII, P.V., 1941. — Ptitsii iz pliocenovir otlogeny Odessinii. *Dokladij Akademya Nauk CCCP*, **33**, 7-8 : 476-479, 5 fig. (en russe).

SHORT, L.L., 1970. — A new anseriform genus and species from the Nebraska Pliocene. *Auk*, **87**, 3 : 537-543, 2 fig.

SVEC, P., 1980. — Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb Basin), western Bohemia. *Casopis pro mineralogii a geologii*, **25**, 4 : 377-387, 4 tabl., 1 pl.

SVEC, P., 1981. — Lower Miocene birds from Dolnice (Cheb Basin), western Bohemia, part II. *Casopis pro mineralogii a geologii*, **26**, 1 : 45-56, 2 tabl., 4 pl.

SVEC, P., 1986. — The fossil pheasant (Aves ; Phasianidae) from the Upper Miocene of Devinska Nova Ves (Slovakia). *Casopis pro mineralogii a geologii*, **31**, 1 : 83-88, 2 fig., 1 tabl., 2 pl.

TOUGARINOV, A.I., 1940. — New data on the Tertiary ornithofauna from the USSR. *Comptes Rendus Académie des Sciences URSS*, **26**, 3 : 314-316, 2 fig. (en russe).

VAN BENEDEN, P.J., 1871. — Les oiseaux de l'argile rupélienne. *Bulletin de l'Académie royale des Sciences, Lettres & Beaux-Arts de Belgique*, 2e sèr., **32** : 256-261, 8 fig.

VILLALTA, J.F., 1963. — Las aves fosiles del Mioceno español. *Boletin de la Real Sociedad española de Historia natural*, **61**, 2 : 263-285, 5 pl., 1 tabl.

VILLALTA, J.F., & CRUSAFONT PAIRO, M., 1950. — Sobre algunas aves fosiles de Cataluna. *Notas y Comunicaciones del Instituto geologico y minero de España*, **20** : 145-156, 4 fig.

WETMORE, A., 1926. — Descriptions of additional fossil birds from the Miocene of Nebraska. *American Museum Novitates*, **211** : 5 p., 6 fig.

WETMORE, A., 1930. — Fossil birds remains from the Tremblor Formation near Bakersfield, California. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, **19**, 8 : 85-93, 7 fig.

WOOLFENDEN, G.E., 1961. — Postcranial osteology of the waterfowl. *Bulletin of the Florida State Museum*, **6**, 1 : 129 p., 6 fig., 2 tabl.

Source : MNHN, Paris

INDEX

Les noms de genre et d'espèce valides figurent en italiques gras, les binômes originels sont en italiques maigres.
Generic and specific valid names are in bold italics, original binomials are in lightfaced italics.

A

Abies 122
Abietoideae 122
Accipiter 340
Accipitridae 337
Accipitrinae 337
aegertica Vipera 303
Albanerpeton 181
Albanerpeton inexpectatum 181
Albanerpetontidae 180
Albaneryx 286
Albaneryx depereti 286
Alestes 168
Alestes sp. 168
altus Miophasianus 351
altus Phasianus 351
Amblyolacerta 268
Amblyolacerta sp. 268
Amphisbaenidae 283, 284, 285
Anas 329
Anas robusta 328
Anas sansaniensis 331
Anas velox 329
Anatidae 325
Anatinae 329
Anguidae 274
Anguimorpha *incertae sedis* 281
Anguinae 275, 280
Anguis laurillardi 276
Anisus 136
Anisus (Anisus) dupuyianus 136
Anisus (Disculifer) omalus 137
Anserinae 325
Anserobranta 326
Anserobranta robusta 328
antiquus Numenius 361
Aquila minuta 341
Arcella 120
arcuatus Paleoheterodon 299
Ardea perplexa 324
Ardeidae 323
Armiger 138
Armiger lenapalus 138
Asio 365
Asio ignotus 365
asthena Helix 146
asthena Leucochroopsis 146
Aythya 334
Aythya chauvirae 335

B

Barbus 167
Barbus sp. 167
batalleri Clemmys 243
batalleri Ptychogaster (Temnoclemmys) 243
Bathyomphalus 137
Bathyomphalus microstatus 137
beaumontii Palaeoaramides 357
beaumontii Rallus 357
Betulaceae 122
blainvilleana Pupa 142
Blanus 283
Blanus sp. 283
Boidae 285

C

canetotania Testudo 246
canetotiana Paleotestudo 246
Carychiidae 134
Carychiinae 134
Carychium 134
Carychium nouleti 134
Cathaya 122
Cedrus 122
Celtis 112
Celtis australis 112
Celtis lacunosa 110
Celtis occidentalis 110
Cepaea 147
Cepaea (Cepaea) larteti 147
Cepaea (Cepaea) leymerieana 148
Channa 169
Channa sp. 169
Channidae 169
Characeae 113
Characidae 168
chauvirae Aythya 335
Chelotriton 186
Chelotriton paradoxus 187
Chelydridae 221
Chelydropsis 221
Chelydropsis sansaniensis 222
Chioglossa 185
Chioglossa meini 185
Clausilia larteti 144
Clausiliidae 144
Clemmydopsis 230
Clemmydopsis turnauensis 231
Clemmys batalleri 243
Coliidae 369
Coluber 295
Coluber pouchetii 296, 298
Colubridae 287
Coluber sansaniensis 288, 296
Compositae 122
Corvidae 374
Corvus larteti 374
Corylus 122
Coscinodiscus 120
Crocodylidae 316
Crocodylinae 316
Cyprinidae 156

Source : MNHN, Paris

D

Dendrocolaptidae 372
depereti Albaneryx 286
dilatata Lymnaea 136
Diplocynodon 316
Diplocynodon styriacus 316
Discidae 145
Discoglossidae 192
Discoglossus 202
Disculifer 137
Discus 145
Discus (Discus) pleuradra 145
dispar Pararallus 363
dispar Rallus 357, 363
diversidens Pupa (Vertigo) 143
diversidens Vertigo (Vertigo) 143
Dolniceophis lehmani 291
dupuyiana Limnea 135
dupuyianus Anisus (Anisus) 136
dupuyianus Planorbis 136
dupuyiana Galba (Galba) 135

E

Edlartetia 270
Edlartetia sansaniensis 270
edwardsi Eutolmaëtus 341
edwardsi Hieraaetus 341
egarensis Emys 243
Elaphe 298
Elaphe sp. 298
Elapidae 301
Emys egarensis 243
Emys sansaniensis 222
Emys turnauensis 231
Erycinae 286
esculenta Rana 208
europaea Neonatrix 294
Eutolmaëtus edwardsi 341
excelsa Grus 353
excelsa Palaeogrus 353

F

Fagaceae 122
Fagus 122
Fulicinae 359

G

Galba 135
Galba (Galba) dupuyiana 135
gallicus Micrurus 301
Gastrocoptinae 143
Gastrocopta 143
Gastrocopta (Sinalbinula) lartetii 143
Gastrocopta (Sinalbinula) nouletiana 143
Gekkonidae 265
Geoemydinei 230
Geronticus 324
Geronticus perplexus 324
Gibbulinopsis 142
gigantea Latonia 194
gigantea Rana 194
goussardianus Gyraulus (Gyraulus) 138
goussardianus Planorbis 138
Gruidae 352
Grus excelsa 353
Gyraulus 138
Gyraulus (Gyraulus) 138
Gyraulus (Gyraulus) goussardianus 138

H

Haliaeetus 337
Haliaeetus piscator 337
Hamamelidaceae 122
Hamamelis 122
Helicidae 147
Helicinae 147
Helisomatinae 139
Helix asthena 146
Helix larteti 147
Helix leymerieana 148
Helix ludovici 147
Helix pleuradra 145
Helix (Vallonia) subpulchella 144
helveticus Triturus (Palaeotriton) 191
Hieraaetus 341
Hieraaetus edwardsi 341
Homalopus 372, 369
Homalopus picoïdes 372, 369
Hygromiidae 146
Hygromiinae 146

I

ignota Strix 365
ignotus Asio 365
inexpectatum Albanerpeton 181
iratiana Pupa 142
iratiana Pupilla (Gibbulinopsis) 142
Isoetaceae 120
Isoetes 120

L

Lacerta 269
Lacerta sp. 269
Lacerta sansaniensis 270
Lacertidae 266
larteti Cepaea (Cepaea) 147
larteti Corvus 374
larteti Helix 147
larteti Miocorvus 374
lartetii Clausilia 144
lartetii Gastrocopta (Sinalbinula) 143
lartetii Limax 146
lartetii Planorbis 139
lartetii Pupa 143
lartetii Sansania 146
lartetii Segmentina 139
lartetii Testacella 145
lartetii Testacella (Testacella) 145
lartetii Triptychia (Milneedwardsia) 144
Latonia 193, 202
Latonia gigantea 194
laurillardi Anguis 276
laurillardi Limnea 135
laurillardi Pseudopus 276
laurillardi Stagnicola (Stagnicola) 135
lehmani Dolniceophis 291
lehmani Palaeonatrix 291
lenapalus Armiger 138
lenapalus Planorbis 138

Source : MNHN, Paris

Leucochroopsis 146
Leucochroopsis asthena 146
leymerieana Helix 148
leymerieana Cepaea (Cepaea) 148
Liliaceae 122
Lilium 122
Limax lartetii 146
Limnea dupuyiana 135
Limnea laurillardi 135
longipes Palaeoperdix 347
longivertebrata Natrix 290
ludovici Helix 147
ludovici Planorbis 138
ludovici Segmentina 138
ludovici Tacheocampylaea (Mesodontopsis) 147
Lymnaea 136
Lymnaea dilatata 136
Lymnaeidae 135

M

major Miorallus 359
major Rallus 359
marmoratus Triturus 190
medius Palaeoperdix 349
medius Phasianus 349
meini Chioglossa 185
meini Texasophis 300
Mesodontopsis 147
Microstatus Planorbis 137
microstatus Bathyomphalus 137
Microthyrium 120
Micrurus 301
Micrurus gallicus 301
Milacidae 146
Milneedwardsia 144
minuta Aquila 341
miocenicum Myristicarpum 110
miocenicus Scaptophis 301
Miocorvus 374
Miocorvus larteti 374
Miophasianus 350
Miophasianus altus 351
Miorallus 359
Miorallus major 359
Myristica fragans 110
Myristica kombo 110
Myristicaceae 112
Myristicarpum miocenicum 110

N

natricoides Neonatrix 293
Natrix 288
Natrix longivertebrata 290
Natrix sansaniensis 288
Necrornis 369
Necrornis palustris 369
Neonatrix 292
Neonatrix europaea 294
Neonatrix natricoides 293
nouletiana Gastrocopta (Sinalbinula) 143
nouletiana Pupa 143
nouleti Carychium 134
Numenius 361
Numenius antiquus 361
Nymphaeaceae 112

O

obesus Palaeocarassius 156
Ocadia (Emys) sansaniensis 240
omalus Anisus (Disculifer) 137
Ophisaurus 278
Ophisaurus sp. 279, 280
Ovoidites 120

P

Palaeoaramides 356
Palaeoaramides beaumontii 357
Palaeobatrachidae 203
Palaeobatrachus 204
Palaeobatrachus sp. 204
Palaeocarassius 156
Palaeocarassius obesus 156
Palaeogrus 352
Palaeogrus excelsa 353
Palaeoleuciscus 164
Palaeoleuciscus sp. 164
Palaeonatrix 291
Palaeonatrix lehmani 291, 292
Palaeoperdix 347
Palaeoperdix longipes 347
Palaeoperdix medius 349
Palaeoperdix prisca 345, 357
Palaeortyx 344
Palaeortyx prisca 345
Palaeotriton 191
Paleoheterodon 299
Paleoheterodon arcuatus 299
Paleotestudo 245
Paleotestudo canetotiana 246
paradoxus Chelotriton 187
Pararallus 362
Pararallus dispar 363
Pelobates 205
Pelobates sp. 206
Pelobatidae 205
Pelodytidae 206
Pelodytes 207
Pelodytes sp. 207
perplexa Ardea 324
perplexus Geronticus 324
Phasianidae 343
Phasianinae 343
Phasianus altus 351
Phasianus medius 349
Picea 122
picoïdes Homalopus 372, 369
Pinaceae 122
Pinus 124
piscator Haliaeetus 337
piscator Haliaetus 337
Planorbarius 139
Planorbarius sansaniensis 139
Planorbidae 136
Planorbinae 136
Planorbis dupuyianus 136
Planorbis goussardianus 138
Planorbis lartetii 139
Planorbis lenapalus 138
Planorbis ludovici 138
Planorbis microstatus 137
Planorbis omalus 137
Planorbis sansaniensis 139
Platanaceae 122
Platanus 122

Source : MNHN, Paris

pleuradra Helix 145
pleuradra Discus (Discus) 145
Poaceae 122
Podocarpaceae 122
Podocarpus 122
pouchetii Coluber 296
pouchetii Tamnophis 296
prisca Palaeortyx 345
prisca Palaeoperdix 345, 357
Pseudopus 275
Pseudopus laurillardi 276
Psittacidae 362
Psittaciinae 362
Pteridae 120
Pteris 120
Ptychogaster 238, 239
Ptychogaster (Ptychogaster) sansaniensis 240
Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri 243
Pupilla 142
Pupa blainvilleana 142
Pupa (Vertigo) diversidens 143
Pupa iratiana 142
Pupa lartetii 143
Pupa nouletiana 143
Pupilla (Gibbulinopsis) blainvilleana 142
Pupilla (Gibbulinopsis) iratiana 142
Pupillidae 142
Pupillinae 142

Q

Quercus 122

R

Rallidae 354
Rallinae 356
Rallus beaumontii 357
Rallus dispar 357, 363
Rallus major 359
Rana 208, 211
Rana esculenta 208, 210
Rana gigantea 194
Ranidae 208
robusta Anas 328
robusta Anserobranta 328

S

Salamandra 183
Salamandra sansaniensis 184
Salamandridae 183
Sansania 146
Sansania lartetii 146
sansaniensis Anas 331
sansaniensis Chelydropsis 222
sansaniensis Coluber 288, 296
sansaniensis Edlartetia 270
sansaniensis Emys 222
sansaniensis Lacerta 270
sansaniensis Natrix 288
sansaniensis Ocadia (Emys) 240
sansaniensis Planorbis 139
sansaniensis Planorbarius 139
sansaniensis Ptychogaster (Ptychogaster) 240
sansaniensis Salamandra 184
Scaptophis 301
Scaptophis miocenicus 301
Scincidé sp. 273
Scindidae 271
Segmentina 138
Segmentina lartetii 139
Segmentina ludovici 138
Segmentininae 138
Selaginella 120
Selaginellaceae 120
Sinalbinula 143
Spirogyra 120
Stagnicola 135
Stagnicola (Stagnicola) laurillardi 135
Strigidae 365
Striginae 365
Strix ignota 365
styriacus Diplocynodon 316
subpulchella (Helix) Vallonia 144
subpulchella Vallonia 144

T

Tacheocampylaea 147
Tacheocampylaea (Mesodontopsis) ludovici 147
Tamnophis pouchetii 296
Temnoclemmys 243
Testacella 145
Testacella (Testacella) lartetii 145
Testacella lartetii 145
Testacellidae 145
Testudinidae 230
Testudininae 230
Testudininei 245
Testudo s.l. 245
Testudo canetotiana 246
Texasophis 299
Texasophis meini 300
Threskiornithidae 324
Threskiornithinae 324
Tringinae 361
Triptychia 144
Triptychia (Milneedwardsia) lartetii 144
Triptychiinae 144
Triturus 189
Triturus sp. 192
Triturus (Palaeotriton) 191
Triturus (Palaeotriton) helveticus 191
Triturus marmoratus 190
turnauensis Clemmydopsis 231
turnauensis Emys 231

U

Ulmaceae 110, 122
Ulmus 122

V

Vallonia 144
Vallonia subpulchella 144
Valloniidae 144
velox Anas 329
Vernonia 122
Vertiginidae 143
Vertigo 143
Vertigo (Vertigo) diversidens 143
Vipera 301
Vipera aegertica 303
Vipera sp. 306, 307
Viperidae 301

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS AUX RAPPORTEURS / *ACKNOWLEDGEMENTS TO REFEREES*

La Rédaction tient à remercier les experts extérieurs au Muséum national d'Histoire naturelle dont les noms suivent, d'avoir bien voulu contribuer, avec les rapporteurs de l'Établissement, à l'évaluation des manuscrits (1997/2000) :
The Editorial Board acknowledges with thanks the following referees who, with Muséum referees, have reviewed papers submitted to the Mémoires du Muséum (1997/2000):

ADKISON D. L.	Macon	USA
AKAM M.	Cambridge	Grande-Bretagne
ANDERSEN N.	Copenhague	Danemark
AUGELLI I.	Milan	Italie
BABA K.	Kumamoto	Japon
BANKS T.	Egham	Grande-Bretagne
BARRIER E.	Paris	France
BAUD A.	Lausanne	France
BERNET-ROLLANDE M.C.	Paris	France
BESSE J.	Paris	France
BEST M.	Leiden	Pays-Bas
BIJU-DUVAL B.	Rueil-Malmaison	France
BONAVIA F.	Paris	France
BOURDON R.	Roscoff	France
BOURSEAU J.P.	Villeurbanne	France
BROUTIN J.	Paris	France
BRUCE J.	Helensvale	Australie
BRUCE N.	Copenhague	Danemark
BRUNTON H.	Londres	Grande-Bretagne
CARPENTER J.	New York	USA
CASSAGNEAU P.	Toulouse	France
CASTLE P.H.J.	Wellington	Nouvelle-Zélande
CHACE F. A.	Washington	USA
CHILD C. A.	Washington	USA
CHERIX D.	Lausanne	Suisse
CLOBERT J.	Paris	France
COHEN D.	Los Angeles	USA
COOK P. L.	Victoria	Australie
CORDEY F.	Lyon	France
DARLU P.	Paris	France
DANCHIN E.	Paris	France
DEJEAN A.	Villetaneuse	France
DELEPORTE P.	Parmpont	France
DELLAUD D.	Tervuren	Belgique
DIETRICH C.	Champaign	USA
DUÉE G.	Pau	France
DUFFELS J. P.	Amsterdam	Pays-Bas
ELLOUZ N.	Rueil-Malmaison	France
ELMI S.	Lyon	France
FAHAY M.	Highlands	USA
FELDER D.L.	Los Angeles	USA
FLOQUET M.	Marseille	France
FODOR L.	Budapest	Hongrie
FRIZON DE LAMOTTE D.	Cergy-Pontoise	France
GAÉTANI M.	Milan	Italie
GAGNÉ R.	Washington	USA
GALTIER J.	Montpellier	France
GRANATO J.	Houston	USA
GUIRAUD R.	Avignon	France
GULLAN P.	Canberra	Australie
HAMAYON R.	Paris	France
HANCOCK P.	Bristol	Grande-Bretagne
HARVEY A.W.	New York	USA
HARMELIN J.G.	Marseille	France
HAYWARD P.J.	Swansea	Grande-Bretagne
HEEMSTRA P.	Grahamstown	Afrique du Sud
HIPPOLYTE J.C.	Le Bourget du Lac	France
HIRSCH F.	Jerusalem	Israël
HODGSON C.	Ashford	Grande-Bretagne
HOLTHUIS L. B.	Leiden	Pays-Bas
HUC A.Y.	Rueil-Malmaison	France
HUMPHREY C.	Cambridge	Grande-Bretagne
INGRISCH S.	Frankfurt	Allemagne
IZART A.	Metz	France
KABAT A.	Washington	USA
KERP H.	Munster	Allemagne
KOMAI T.	Chiba	Japon
KRAPP F.	Bonn	Allemagne
KRISTENSEN N.	Copenhague	Danemark
LEARY D.A.	Houston	USA
LEDOUARAN S.	Paris	France
LEMAITRE R.	Washington	USA
LETOUSEY J.	Rueil-Malmaison	France
LORD A.	Londres	Grande-Bretagne
LOVELOCK P. E. R.	La Haye	Pays-Bas
LOWRIE J.	Zürich	Suisse
MACHIDA Y.	Kochi	Japon
MACKINNON D.	Christchurch	Nouvelle-Zélande
MACPHERSON E.	Barcelona	Espagne
MADDISON D.	Tucson	USA
MANNING R.	Washington	USA
MARKLE D.	Oregon	USA
MARSHALL B.	Wellington	Nouvelle-Zélande
MASAKI S.	Hirosaki	Japon
MASSE P.	Paris	France
MCLAUGHLIN P.	Washington	USA
MCLENNAN D.	Toronto	Canada
MESSING C.	Dania	USA
MEULENKAMP J.	Utrecht	Pays-Bas
MORAND S.	Perpignan	France
MORETTI I.	Rueil-Malmaison	France
MOUTY M.	Damas	Syrie
MUGNIER J.L.	Grenoble	France
NAKAMURA I.	Kyoto	Japon
NAUMANN C.	Bonn	Allemagne
NEWMAN W. A.	San Diego	USA
NG P.	Singapore	Singapour
OOSTEN J.G.	Leiden	Pays-Bas
OROUSSET J.	Paris	France
PACKER L.	York	Canada
PLATEAUX C.	Nancy	France
PROUST J. N.	Lille	France
RAVENNE C.	Rueil-Malmaison	France
RENTZ D. C. R.	Canberra	Australie
REYMANE J.	Neuchâtel	Suisse
RICHARDS W.	Miami	USA
RICHTER S.	Berlin	Allemagne
ROBERTS C.	Wellington	Nouvelle-Zélande
SALDANHA L.	Cascais	Portugal
SALOMON M.	Marseille	France
SAZONOV Y.	Moscou	Russie
SCHAER J.P.	Neuchâtel	Suisse
SCHOLTZ C.	Pretoria	Afrique du Sud
STAMPFLI G.	Lausanne	Suisse
STEPHENSON R.A.	Amsterdam	Pays-Bas
STEWART A.	Wellington	Nouvelle-Zélande
THIERRY J.	Dijon	France
THORNE B.	Maryland	USA
TRIBOVILLARD N.	Paris	France
VAI GIAN B.	Bologne	Italie
VAN BAAREN J.	Rennes	France
VERDIER P.	Paris	France
VERNON P.	Paimpont	France
VIALLY R.	Rueil-Malmaison	France
VICKERY VERNON R.	Ste-Anne / Bellevue	Canada
WAGELE J. W.	Bielefeld	Allemagne
WALLEY C.	Swansea	Grande-Bretagne
WAREN A.	Stockholm	Suède
WENZEL J.	Colombus	USA
WICKSTEN M.K.	College Station	USA
WIEGMANN B.	Maryland	USA
WILSON M.	Cardiff	Grande-Bretagne
WILSON S.	Warrensburg	USA
YEATES D.	Brisbane	Australie
YOUNG P.S.	Rio de Janeiro	Brésil
ZAPPATERA E.	Londres	Grande-Bretagne
ZEZINA O.	Moscou	Russie
ZIBROWIUS H.	Marseille	France
ZIEGLER P. A.	Binningen	Suisse

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ACHEVÉ D'IMPRIMER
EN JUIN 2000
SUR LES PRESSES
DE
L'IMPRIMERIE F. PAILLART
À ABBEVILLE

Date de distribution : 9 juin 2000.
Dépôt légal : juin 2000.
N° d'impression : 10975.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

1 4 JUIN 2000

Source : MNHN, Paris

DERNIERS TITRES PARUS

RECENTLY PUBLISHED MEMOIRS

Tome 182 : Sylvie CRASQUIN-SOLEAU & Éric BARRIER (eds), 2000.— Peri-Tethys Memoir 5: New Data on Peri-Tethyan Sedimentary Basins. 266 pp. (ISBN : 2-85653-524-0) 280 FF. 42,69 Euros.

Tome 181 : Marie-Lise BEFFA & Laurence DELABY, 1999.— Festins d'âmes et robes d'esprits : les objets chamaniques sibériens du Musée de l'Homme. 241 pp. (ISBN : 2-85653-513-5) 350 FF. 53,36 Euros.

Tome 180 : Alain CROSNIER (ed.), 1999.— Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Volume 20. 588 pp. (ISBN : 2-85653-520-8) 600 FF. 91,47 Euros.

Tome 179 : Sylvie CRASQUIN-SOLEAU & Éric BARRIER (eds), 1998.— Peri-Tethys Memoir 4: Epicratonic Basins of Peri-Tethyan Platforms. 294 pp. (ISBN : 2-85653-518-4) 300 FF. 45,73 Euros.

Tome 178 : Alan G. BEU, 1998.— Indo-West Pacific Ranellidae, Bursidae and Personidae (Mollusca: Gastropoda). A monograph of the New Caledonian fauna and revisions of related taxa. Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Volume 19. 256 pp. (ISBN : 2-85653-517-8) 350 FF. 53,36 Euros.

Tome 177 : Sylvie CRASQUIN-SOLEAU & Éric BARRIER (eds), 1998.— Peri-Tethys Memoir 3: Stratigraphy and Evolution of Peri-Tethyan Platforms. 262 pp. (ISBN : 2-85653-512-7) 260 FF. 39,64 Euros.

Tome 176 : Alain CROSNIER (ed.), 1997.— Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Volume 18. 570 pp. (ISBN : 2-85653-511-9) 600 FF. 91,47 Euros.

Tome 175 : Isabel PÉREZ FARFANTE & Brian KENSLEY, 1997.— Penaeoid and Sergestoid Shrimps and Prawns of the World: Keys and Diagnoses for the Families and Genera. 233 pp. (ISBN : 2-85653-510-0) 350 FF. 53,36 Euros.

Tome 174 : Bernard SÉRET (ed.), 1997.— Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Volume 17. 213 pp. (ISBN : 2-85653-500-3) 245,04 FF. 37,36 Euros.

Tome 173 : Philippe GRANDCOLAS (ed.), 1997.— The Origin of Biodiversity in Insects: Phylogenetic Tests of Evolutionary Scenarios. 356 pp. (ISBN: 2-85653-508-9) 490 FF. 74,70 Euros.

Visitez les pages des *Mémoires du Muséum* sur le World Wide Web :
Look at the Mémoires *pages on the World Wide Web :*

http://www.mnhn.fr/publication/memoire/memoire.html

Prix TTC, frais de port en sus.
Prices in French Francs and Euros, postage not included.

Source : MNHN, Paris

La faune de Vertébrés du Miocène de Sansan est une des plus belles et des plus intéressantes de France. Le gisement a été découvert par Édouard Lartet et lui révéla immédiatement une faune très riche, entièrement inédite à l'époque. En 1836, il y découvre la mâchoire inférieure complète d'un singe supérieur alors que Cuvier, mort à peine quatre ans auparavant, avait affirmé que l'homme et les singes appartenaient à la dernière création et qu'on ne pouvait donc en trouver dans les terrains fossiles. La trouvaille de Lartet eut de ce fait un énorme retentissement, la preuve matérielle de l'ancienneté des primates était établie et l'hypothèse de Lamarck d'une ascendance simiesque de l'homme commençait à être appuyée par un fait. Depuis 150 ans, Sansan est avant tout resté le gisement d'où est sorti le premier singe fossile connu.

Plus récemment, les paléomammalogistes européens ont précisé le cadre temporel de leurs études par une échelle biochronologique complète du Néogène européen, basée sur l'évolution des Mammifères, et donc totalement indépendante des phénomènes et divisions du domaine marin. Ainsi ont été définis de véritables "étages continentaux". Sansan a été choisi comme gisement de référence pour la zone MN 6. Il y a 10 ans, les paléontologues ont donc ressenti le besoin impératif de réviser toute la faune de Sansan. Une campagne de fouilles a été organisée par Mme Larrieu-Dudler, de Lectoure, puis F. Duranthon, Directeur-adjoint au Muséum de Toulouse, et a réuni plusieurs participants de la présente monographie. Le présent volume rassemble les contributions résultant de cette révision et de cette campagne de fouilles et qui ont trait à l'historique du gisement, la géologie, la stratigraphie, la sédimentologie, la flore, la malacofaune, et les groupes de vertébrés autres que les mammifères.

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Tome 183

ISBN 2-85653-522-4

ISSN 1243-4442

494 FF TTC - 75,31 € TTC

Source : MNHN, Paris